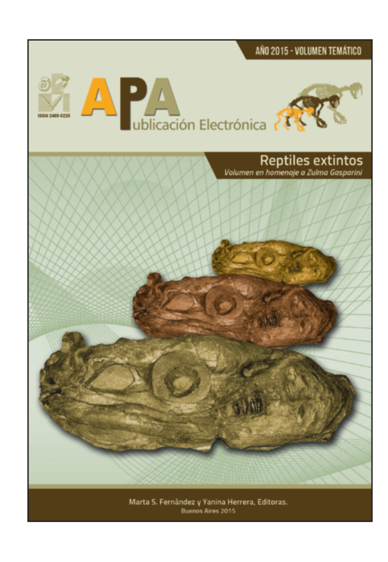






GUÍA PARA EL ESTUDIO DE LA NEUROANATOMÍA DE DINOSAURIOS SAURISCHIA, CON ÉNFASIS EN FORMAS SUDAMERICANAS

ARIANA PAULINA CARABAJAL

CONICET - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Quintral 1250, R8400FJH San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

Recibido: 15 de Junio de 2015 - **Aceptado:** 14 de Agosto de 2015

Para citar este artículo: Ariana Paulina Carabajal (2015). Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15(1): 108–142.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.15.06.2015.102

APA Publicación Electrónica
Año 2015 - Volumen 15(1): 108-142
VOLUMEN TEMÁTICO
ISSN 2469-0228

GUÍA PARA EL ESTUDIO DE LA NEUROANATOMÍA DE DINOSAURIOS SAURISCHIA, CON ÉNFASIS EN FORMAS SUDAMERICANAS

ARIANA PAULINA CARABAJAL

CONICET - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Quintral 1250, R8400FJH San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina. *a.paulinacarabajal@conicet.gov.ar*

Resumen. La neuroanatomía de los dinosaurios en general es poco conocida. El neurocráneo es una estructura compleja cuyo estudio se ha incrementado en los últimos años debido, en parte, al uso de tomografías computadas. Más aún, estudios recientes han indicado la relevancia filogenética que presentan los caracteres neurocraneanos. El propósito del presente estudio es la caracterización de la morfología general del neurocráneo de dinosaurios Saurischia, con énfasis en las formas sudamericanas, con el fin de incentivar nuevos estudios que permitan incrementar el conocimiento de este sector del cráneo en los dinosaurios.

Palabras clave. Neuroanatomía. Neurocráneo. Endocráneo. Theropoda. Sauropoda.

Abstract. GUIDE TO THE STUDY OF SAURISCHIAN DINOSAURS NEUROANATOMY, WITH EMPHASIS ON SOUTH AMERICAN FORMS. The neuroanatomy of dinosaurs in general is poorly understood. The braincase is a complex structure, and its study has been increased in the past years, due in part to the use of CT scans. Moreover, recent studies have indicated the phylogenetic relevance of the braincase characters. The goal of this study is to characterize the general braincase morphology of saurischian dinosaurs, with emphasis on South American forms, in order to stimulate new studies that will allow increasing the knowledge of this region of the skull among dinosaurs.

Key words. Neuroanatomy. Braincase. Endocranial cavity. Theropoda. Sauropoda.

Los dinosaurios hallados en la Argentina son referentes primordiales en las faunas de tetrápodos continentales del Gondwana, debido a la cantidad y diversidad registrada, (*e.g.*, Gasparini *et al.*, 2007; Novas, 2009). A nivel mundial numerosos estudios anatómicos, taxonómicos y filogenéticos de dinosaurios se han llevado a cabo, considerando tanto restos craneanos como postcraneanos según la disponibilidad de material. Sin embargo, la mayor parte de la información craneana utilizada proviene del sector rostral y mandibular del cráneo, sesgando el neurocráneo o caja craneana (Fig. 1). A pesar de que la cantidad de estudios es cada vez mayor, se desconoce la morfología neurocraneana en la mayoría de las especies y solo un bajo porcentaje (6–10%) de caracteres de esta parte del cráneo son utilizados en las filogenias de dinosaurios (Paulina Carabajal, 2009). Recientemente, los caracteres neurocraneanos de los Theropoda fueron testeados en análisis filogenéticos, indicando que no solo el neurocráneo no es tan conservador como se creía, sino que los caracteres neurocraneanos tienen un gran potencial tanto en taxonomía como en filogenia (Rauhut, 2007; Paulina Carabajal, 2009).

El neurocráneo es una estructura compleja formada por huesos pares e impares, perforados por nervios, vasos sanguíneos y divertículos neumáticos (Currie, 1997). Estos nervios y vasos craneanos pasan a través de forámenes y canales cuya distribución topográfica en el neurocráneo es constante entre los reptiles (*e.g.*, Romer, 1975; Breazile, 1979; Kardong, 1999) por lo que la mayoría de los forámenes nerviosos pueden ser fácilmente identificados en los fósiles. Más aún, cuando las suturas entre los elementos óseos del neurocráneo no son visibles por fusión, los forámenes nerviosos que los atraviesan sirven para identificarlos y viceversa (Currie, 1997).

En términos morfofuncionales, en el neurocráneo se ve

reflejada la interacción de varios sistemas vitales (*e.g.*, muscular, nervioso, respiratorio) que cumplen roles específicos en un espacio óseo limitado al que "moldean" (Holliday y Witmer, 2004). Sin embargo, este sector del cráneo puede ser tomado como una unidad morfológica en términos descriptivos. Se trata de una estructura compleja y a la vez delicada, lo cual presenta ciertos impedimentos para su estudio. Algunos sectores del neurocráneo permanecen preservados en el registro fósil solo excepcionalmente, ya sea por su extrema fragilidad (*e.g.*, proceso cultriforme), o porque no osifican totalmente durante la ontogenia permaneciendo cartilaginosos (*e.g.*, septo interorbitario, elementos etmoidales) (Currie, 1997). A esto se suma que, en cráneos articulados, el neurocráneo se encuentra parcial o completamente cubierto por otros elementos craneanos. En años recientes, el uso de la Tomografía Computada ha aumentado significativamente el conocimiento de esta parte del cráneo de los dinosaurios, permitiendo la reconstrucción digital de la cavidad endocraneana (herramienta utilizada en estudios de paleoneurología que comenzaron a fines de la década del noventa [*e.g.*, Rogers, 1998; Knoll *et al.*, 1999]) y la "extracción" virtual del neurocráneo en cráneos articulados (*e.g.*, Paulina Carabajal *et al.*, 2015).

El propósito del presente estudio es la caracterización de la morfología general del neurocráneo de dinosaurios Saurischia, particularmente terópodos basales y saurópodos, con énfasis en las formas sudamericanas. Se espera que esta revisión de la neuroanatomía sea de utilidad para aquellos investigadores que pretendan incursionar e incrementar el conocimiento de esta parte del cráneo en los dinosaurios.

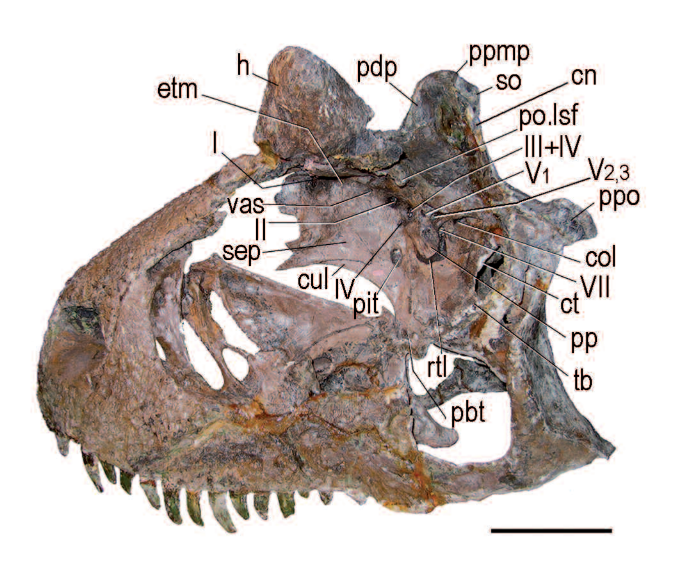


Figura 1. Cráneo del terópodo abelisáurido ***Carnotaurus sastrei*** (**MACN-CH 894**) en vista lateral izquierda, mostrando la ubicación del neurocráneo y sus principales estructuras. (Modificada de Paulina Carabajal, 2011a). Escala= 10 cm.

Abreviaturas institucionales. **AMNH,** American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; **BMNH,** Natural History Museum, London, Reino Unido; **FMNH-PR,** Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos; **GMNH,** Gunma Museum of Natural History, Gunma, Japón; **ICM,** Indianapolis Museum, Indianapolis, Estados Unidos; **IGM** (=**GIN,** =**PJC**)**,** Geological Institute of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaan Baatar, Mongolia; **IVPP,** Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China; **LACM,** Los Angeles County Museum, California, Estados Unidos; **MACN,** Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; **MAU,** Museo "Argentino Urquiza", Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina; **MB.R,** Collection of fossil Reptilia, Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania; **MCF,** Museo "Carmen Funes", Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; **MPEF,** Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; **MGPIFD-GR,** Museo de Geología y Paleontología, General Roca, Río Negro, Argentina; **MMCH,** Museo "Ernesto Bachmann", Villa El Chocón, Argentina; **MML,** Museo Municipal de Lamarque, Lamarque, Argentina; **MNHN,** Muséum National d´Histoire Naturelle, París, Francia; **MOR,** Museum of the Rockies, Bozeman, Estados Unidos; **MPCA,** Museo Provincial "Carlos Ameghino", Cipolletti, Río Negro, Argentina; **MUCPV,** Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; **MUCPV-CH,** Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Villa el Chocón, Neuquén, Argentina; **MWC,** Museum of Western Colorado, Grand Junction, Estados Unidos; **NSMPV,** National Science Museum, Division of Vertebrate Paleontology, Tokyo, Japón; **OMNH,** Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Estados Unidos; **PVL,** Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina; **PVSJ,** Museo de la Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; **PULR,** Paleontología, Universidad de La Rioja, La Rioja, Argentina; **ROM,** Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá; **SGM**, Ministère de L'Energie et des Mines, Rabat, Marruecos; **RSM,** Royal Saskatchewan Museum, Eastend, Canadá; **TMP,** Royal Tyrrell Museum of Palaeon-

tology, Drumheller, Canadá; **SMNS,** Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania; **UALVP,** University of Alberta Paleo- vertebrate Laboratory, Edmonton, Canadá; **USNM,** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, Estados Unidos; **UUVP,** University of Utah, Salt Lake City, Estados Unidos; **YPM,** Peabody Museum, New Heaven, Estados Unidos; **ZLJT,** Lufeng World Dinosaur Valley Park, Yunnan, China.

***Abreviaturas anatómicas*. app,** ala posterolateral del parietal; **bar,** barra sagital; **bas?,** arteria basilar; **bo,** basioccipital; **b.olf,** bulbo olfatorio/impresión del bulbo olfatorio; **bov,** bóveda orbitaria; **bsf,** basiesfenoides; **cer,** impresión del hemisferio cerebral; **ci,** arteria carótida interna; **cif,** *crista interfenestralis*; **cn,** cresta nucal; **co,** cóndilo occipital; **col,** receso columelar; **c.po,** contacto con el postorbital; **cr.ant,** *crista* antótica; **cr.pro,** *crista* proótica; **ct,** *crista tuberalis*; **cul,** proceso cultriforme; **ds,** *dorsum sellae*; **ed,** expansión dorsal (en relación al seno venoso longitudinal dorsal); **eme,** eminencia medular; **endo,** cavidad endocraneana; **eo,** exoccipital; **esf,** esfenetmoides?; **etm,** elementos etmoidales osificados (esfenetmoides+mesetmoides); **etm.i,** impresión sobre el frontal del contacto con los elementos etmoidales; **eve,** eminencia vestibular; **f,** frontal; **floc,** receso flocular; **fm,** foramen magno; **fme,** fosa medular; **fo,** fenestra ovalis; **fpf,** fenestra o abertura parietal (=frontoparietal); **fpp,** fenestra posparietal; **fst,** fosa supratemporal; **fst,** fosa supratemporal; **h,** cuerno del frontal; **inf,** infundibulum; **l,** lagrimal; **lag,** lagena; **lsf,** lateroesfenoides; **met,** foramen metótico (salida nervios craneanos IX–XI); **(met),** foramen metótico interno; **nas,** proceso nasal del frontal; **op,** opistótico; **orb,** margen orbitario; **osf,** orbitoesfenoides; **p,** parietal; **pbt,** proceso basipterigoideo; **pdp,** proceso dorsal del parietal; **pit,** fosa pituitaria; **pit.ve,** elemento vascular asociado a la pituitaria; **pmp,** proceso posteromedial del parietal; **po,** postorbital; **po.f,** proceso postorbital del frontal; **po.lsf,** proceso postorbital del lateroesfenoides; **pp,** *preotic pendant*; **ppmp,** proceso posteromedial del parietal; **ppo,** proceso paraoccipital; **prf,** pre- frontal; **pro,** proótico; **psf,** paraesfenoides; **rbsf,** receso basiesfenoidal; **rbt,** receso basipterigoideo; **rtc,** receso timpánico caudal; **rtl,** receso timpánico lateral; **rsc,** receso subcondilar; **rss,** receso subselar; **rvop,** rama ventral del opistótico; **sag,** cresta sagital; **sep,** septo interorbitario calsificado; **sin,** septo internasal (mesetmoides?); **so,** supraoccipital; **sur,** surco; **tb,** tubérculo basal; **tr.olf,** impresión del tracto olfatorio; **vas,** elemento de vascularización; **vcm,** vena cerebral medial; **vcmc,** vena cerebral medial caudal; **vcmr,** vena cerebral medial rostral; **vd,** vena dorsal (=*dorsal head vein*); **voc,** vena orbitocerebral; **I–XII,** nervios craneanos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las descripciones, reconstrucciones y comparaciones de neurocráneos en este estudio están basadas en más de 70 especímenes que representan 47 especies de dinosaurios Saurischia estudiados (ver Anexo 1, listado de materiales), como también en neurocráneos descritos o ilustrados en la literatura específica (ver lista de referencias).

***Nomenclatura*.** En la bibliografía específica de dinosaurios existen tanto sinonimias como homonimias entre algunos de los términos que definen determinadas estructuras del neurocráneo, las cuales son mencionadas en el texto entre paréntesis (ver Anexo 2, listado de sinónimos y referencias bibliográficas). Debido a que en individuos adultos las suturas se pierden por fusión, el criterio adoptado en este trabajo es utilizar el término que hace referencia a la morfología de una estructura y no al elemento óseo que la compone (*e.g.*, "*crista* preótica" o "*preotic pendant*" -en Inglés- en lugar de "*crista* proótica" o "ala basiesfenoidal/basiesfenoidalis"; "proceso cultriforme" en lugar de proceso o rostro "paraesfenoidal", etc.). Se evita la utilización de términos que corresponden a estructuras en estadios de desarrollo embrionario (*e.g.*, "condrocráneo", "fenestra metótica" y "fenestra hipofiseal") y de aquellos términos de la anatomía mamaliana aplicados en la descripción de reptiles (*e.g.*, "aliesfenoides", "fenestra rotunda", "receso estapedial", "cóclea"). Se adopta en muchos casos la terminología utilizada en la *Nomina Anatomica Avium* (Baumel y Witmer, 1993). Para los recesos neumáticos, se sigue la terminología propuesta por Witmer (1997) y Dufeau (2011), y para los forámenes vasculares la terminología propuesta por Sampson y Witmer (2007), Witmer *et al*. (2008) y Witmer y Ridgely (2009).

NEUROCRÁNEO GENERAL

En este trabajo se entiende al neurocráneo como la estructura que comprende todos los elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y órganos de los sentidos

independientemente de su origen embrionario (Paulina Carabajal, 2009). Se trata de una caja ósea que consta de paredes laterales, pared posterior (=occiput, tabla occipital), piso (=basicráneo) y techo (=techo craneano) (Fig. 2). Los elementos que componen el neurocráneo se desarrollan a partir de diversos centros de osificación, los cuales son principalmente de origen endocondral, si bien los elementos que forman el techo craneano y el proceso cultriforme, son de origen dérmico (Goodrich, 1958; Gavrilov, 1959; Romer, 1970, 1975; de Beer, 1971; Currie, 1997; Kardong, 1999). Ciertos elementos óseos del neurocráneo co-osifican tempranamente durante la ontogenia (Currie, 1997), conformando los denominados complejos exoccipital-opistótico (=otoccipital), basiesfenoides-paraesfenoides (=parabasiesfenoides), supraoccipital-epiótico y proótico-epiótico y

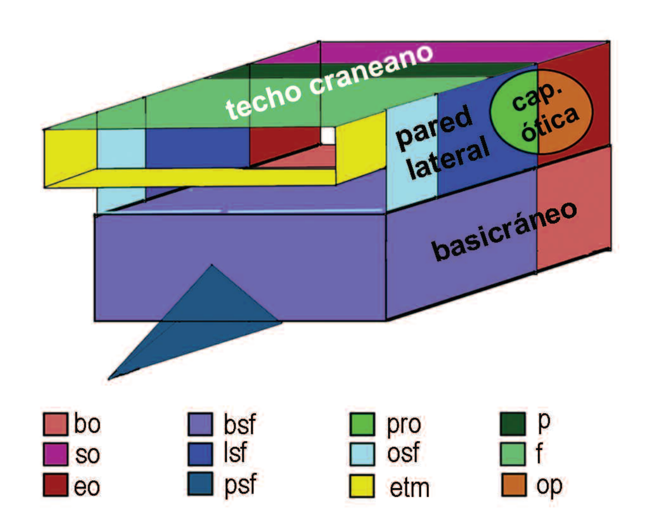


Figura 2. Esquema del neurocráneo mostrando los elementos del techo craneano, paredes laterales y el basicráneo.

Figura 3. Neurocráneo hipotético de Theropoda basal. **1,** vista lateral derecha; **2,** vista dorsal; **3,** vista ventral; **4,** vista posterior.

el complejo etmoidal (mesetmoides y esfenetmoides; Ali *et al.*, 2008) (=presfenoides en estudios sobre ornitisquios). La cápsula ótica está formada por la fusión de los elementos opistótico-proótico-epiótico, estando este último fusionado al supraoccipital. En estos complejos óseos no se observan suturas aun en individuos juveniles, con muy raras excepciones como por ejemplo el contacto exoccipital-opistótico en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* sp. (PVSJ 610; Martínez, 2009) o el contacto proótico-epiótico visible en los endocráneos del abelisaurio *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236; Paulina Carabajal, 2011b) y el tiranosáurido *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01). En etapas ontogenéticas avanzadas, la totalidad de los elementos neurocraneanos suelen fusionarse de forma casi completa (Currie, 1997), de manera que en el neurocráneo de un individuo adulto prácticamente no se observan suturas, excepto entre el techo y las paredes laterales del neurocráneo, y en algunos casos entre el basioccipital y el exoccipital en el cóndilo o entre el proótico y el opistótico en la cara anterior del proceso paraoccipital.

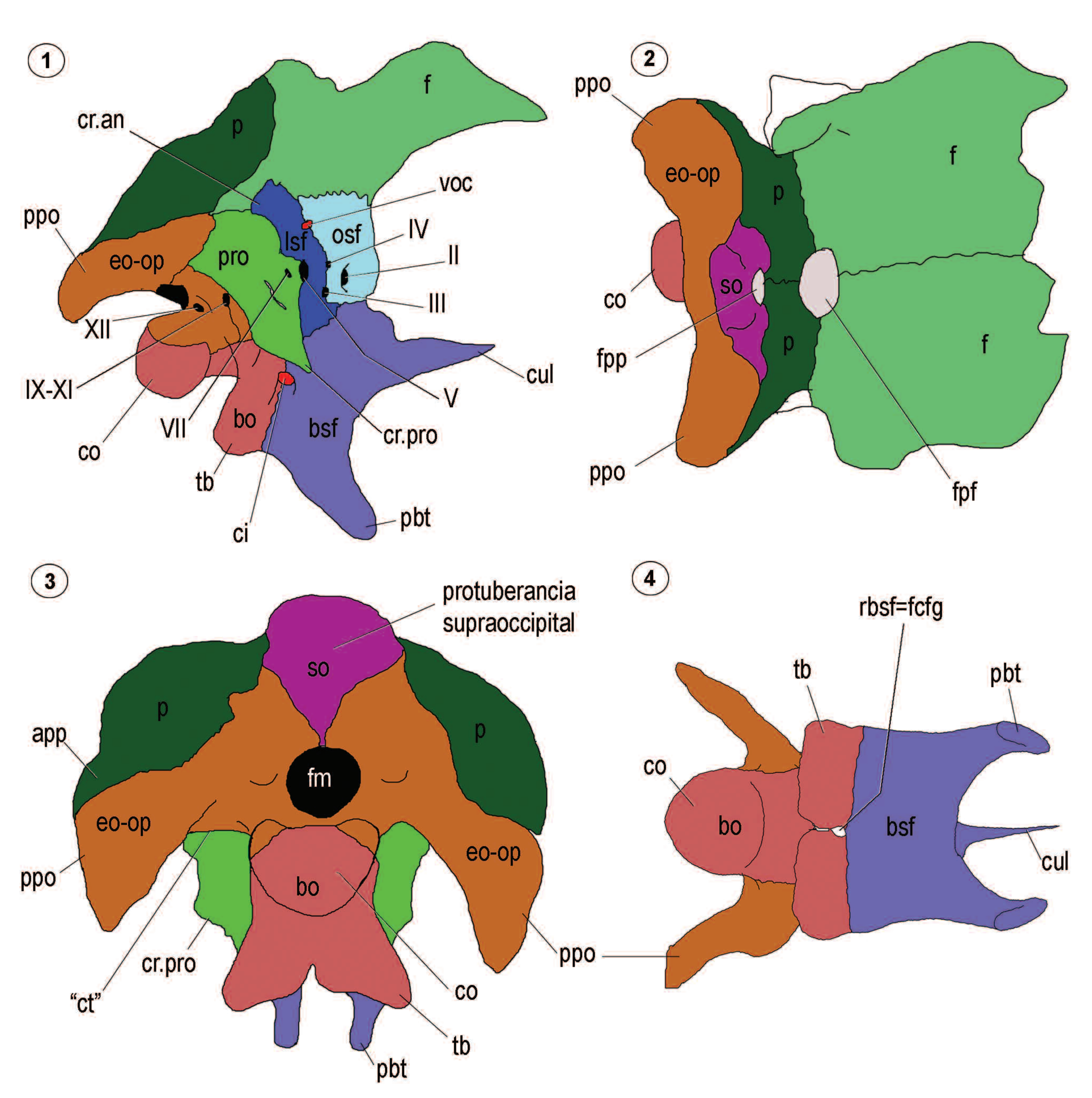


Figura 4. Neurocráneo hipotético de Sauropoda (no Titanosauria). **1,** vista lateral derecha; **2,** vista dorsal; **3,** vista posterior; **4,** vista ventral.

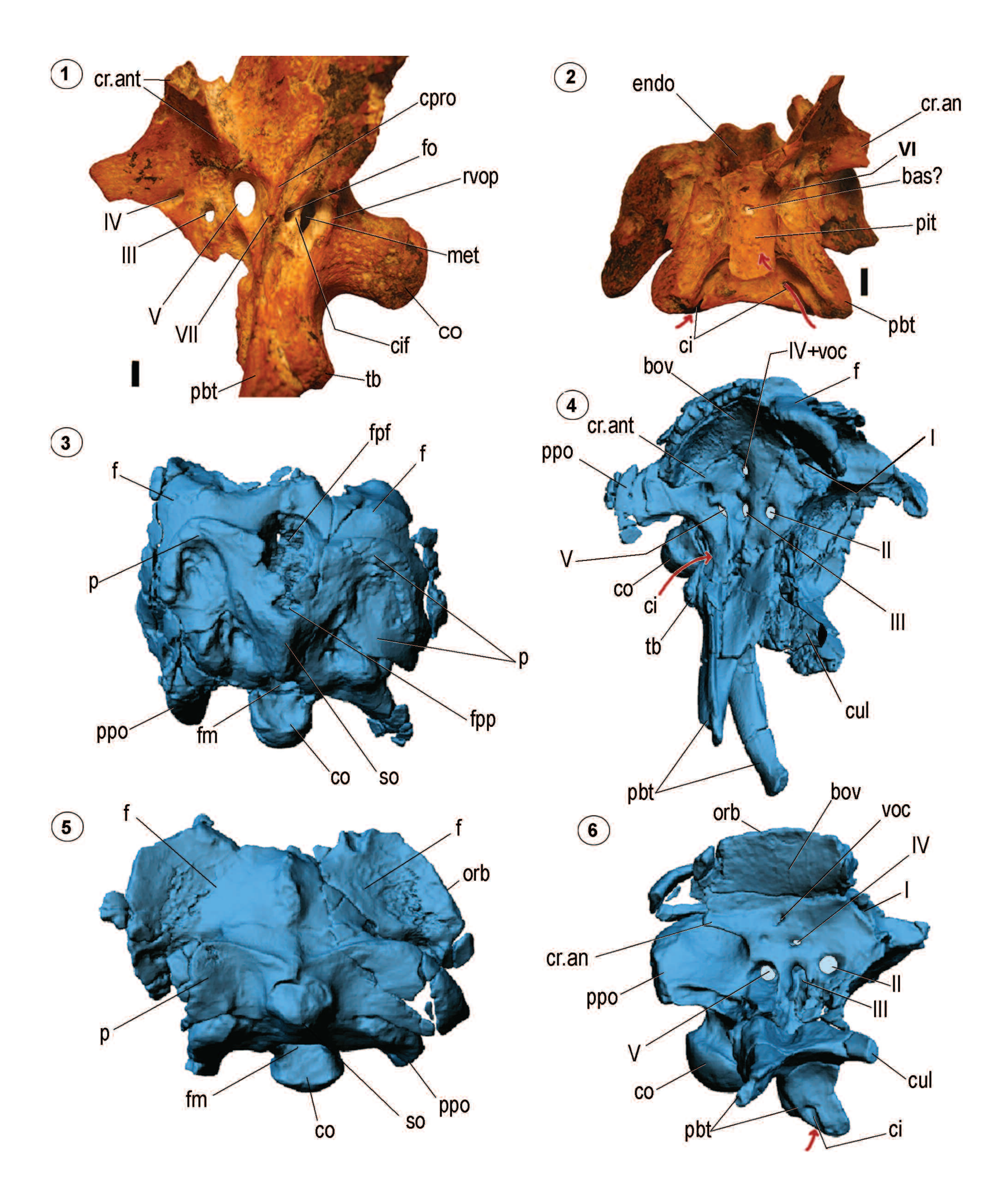


Figura 5. Neurocráneos de Sauropoda Titanosauria y Dicreosauridae. **1–2,** titanosaurio **MML-194**; **3–4,** ***Amargasaurus***; **5–6,** ***Antarctosaurus***. **1,** vista lateral; **2,** vista anteroventral; **3, 5,** vista dorsal; **4, 6,** vista lateroventral. Imágenes **3–6** son reconstrucciones digitales. Las flechas rojas indican el paso de la arteria carótida interna. Escala= 10 mm.

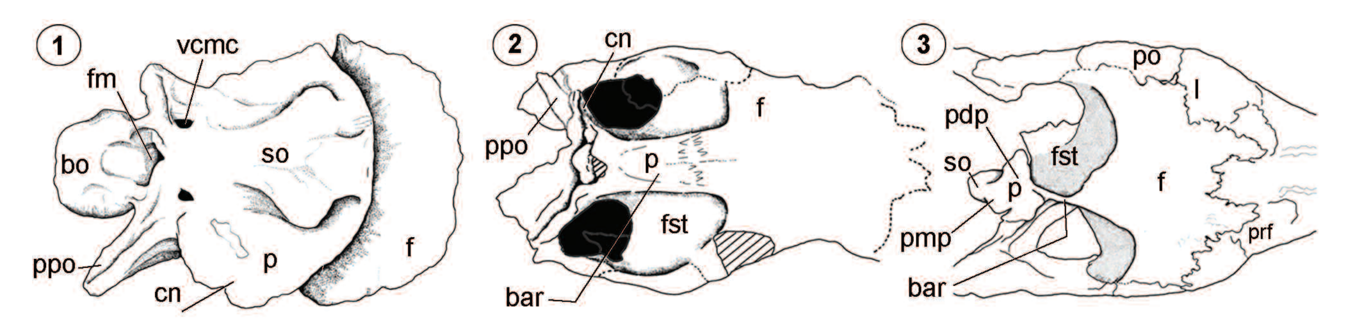


Figura 6. Techo craneano de Theropoda en vista dorsal. **1,** ***Giganotosaurus*** (**MUCPV-CH 1**); **2,** ***Herrerasaurus*** (**PVSJ 407**); **3,** ***Abelisaurus*** (**MPCA 11.098**). Sin escala.

Elementos del neurocráneo y sus estructuras

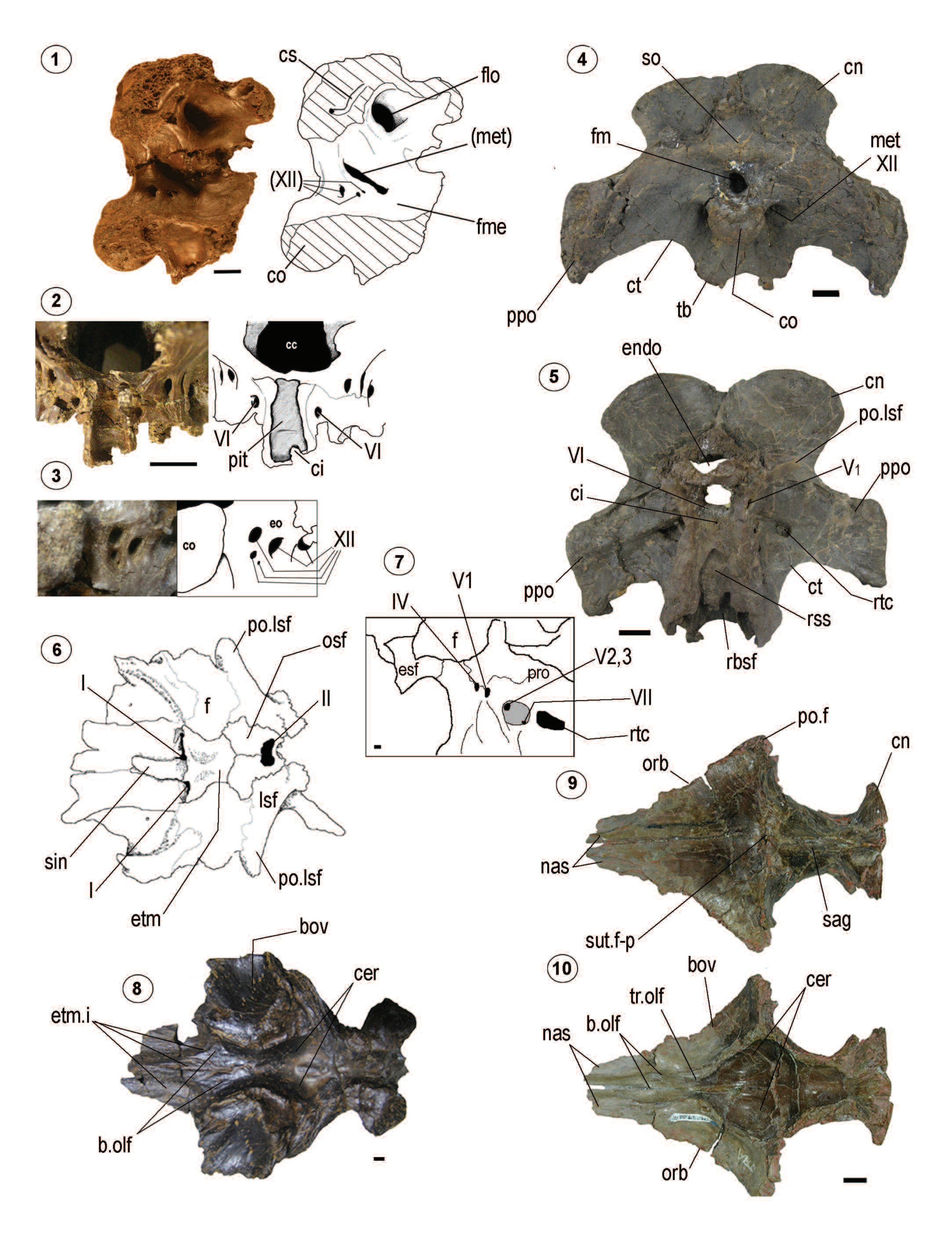
Los elementos óseos que conforman el neurocráneo en todos los saurisquios son los mismos, si bien hay variación en las características de las estructuras que estos componen. Neurocráneos hipotéticos de Theropoda y Sauropoda se observan en la Figuras 3 y 4.

Parietal. Los parietales techan el sector posterior de la cavidad endocraneana (Figs. 2, 3.2, 4.2) y suelen fusionarse entre sí durante estadios ontogenéticos tempranos. En individuos adultos generalmente no se reconoce la sutura interparietal (Currie, 1997) por lo que la presencia de suturas claras entre los parietales en individuos subadultos o adultos (*e.g.*, *Piveteausaurus divensis*; Taquet y Welles, 1977) podría tener algún significado taxonómico (*e.g.*, Rauhut, 2003; Paulina Carabajal, 2009), si bien algunas menciones en la literatura corresponden a fracturas mediales (F. Knoll, *com. pers.*). Los parietales están excavados dorsalmente por ambas fosas supratemporales, cuyos márgenes mediales pueden estar ampliamente separados (*e.g.*, saurópodos; Figs. 4.2, 5.3, 5.5) o cercanos a la línea media formando una barra sagital (*e.g.*, terópodos basales; Fig. 6) o una verdadera cresta sagital si confluyen sobre la línea media (*e.g.*, algunos coelurosaurios). En la mayoría de los terópodos no avianos, el parietal no conforma una cresta sagital, excepto en tiranosáuridos y troodóntidos (Currie y Zhao, 1993b), siendo la presencia de esta cresta una condición derivada dentro de los Theropoda (Fig. 7.9).

Posteriormente, los parietales constituyen la cresta nucal (=*transversal crest*, *transversal parietal crest*), una estructura laminar y perpendicular al eje anteroposterior del neurocráneo, que se desarrolla en el sector posterior del techo craneano. En vista dorsal la cresta puede ser transversal o en forma de "V", estando más desarrollada en terópodos que en saurópodos (Fig. 3.1). El borde dorsal de la cresta nucal ofrece posteriormente una amplia superficie de inserción para los músculos del cuello (*e.g.*, *m. splenius-capitis*, *m. transversospinalis capitis* también con inserción sobre el supraoccipital) que permiten movimientos de dorsiflexión del cráneo (Harris, 2006; Snively y Russell, 2007) (Fig. 7.4). El ala posterolateral del parietal (=*parietal alae*, *parietal spur*) es una delgada proyección laterodistal de la cresta nucal, que se apoya sobre la base del proceso paraoccipital (Fig. 7.4).

Frontal. Los frontales son elementos importantes en tamaño en el techo craneano y pueden estar fusionados o no entre sí, reconociéndose en la mayoría de los casos la sutura interfrontal sobre la línea media. Contactan posteriormente con los parietales, lateralmente con el postorbital y el lagrimal, anteriormente con los nasales, anterolateralmente con los prefrontales y ventralmente con el lateroesfenoides, el orbitoesfenoides y el esfenetmoides (Figs. 2–4). La sutura frontoparietal puede ser transversal (*e.g.*, mayoría

Figura 7. Neurocráneos de terópodos Coelurosauria. **1–3, 9–10,** ***Troodon***; **1, TMP 1.14.89**, vista medial; **2–3, TMP 86.36.457**, vista anterior; **9–10, TMP 79.08.01**, techo craneano en vistas dorsal y ventral. **4–5, 7–8,** *Tyrannosaurus*. **4–5, LACM 150167** en vistas posterior y anterior; **7,** detalle sector anterior del neurocráneo en vista lateral izquierda (modificada de Brochu, 2003: fig. 28); **8, TMP 81.09.01**, techo craneano en vista ventral. **6,** ***Daspletosaurus,*** **TMP 2001.36.01**, sector anterior del neurocráneo en vista ventral. Escala= 10 mm.


1
cs
flo
(met)
(XII)
fme
co
2
cc
VI
pit
ci
VI
3
co
eo
XII
4
so
cn
fm
met
XII
ct
tb
co
ppo
5
endo
cn
po.lsf
VI
V1
ppo
ci
ppo
ct
rtc
rss
rbsf
6
po.lsf
osf
I
f
II
lsf
sin
I
po.lsf
etm
7
V1
IV
f
esf
pro
V2,3
VII
rtc
9
po.f
cn
orb
nas
sag
sut.f-p
8
bov
cer
etm.i
b.olf
10
bov
cer
tr.olf
b.olf
nas
orb

de los saurópodos) o en forma de V (*e.g.*, *Tyrannosaurus*) y a su vez puede ser lineal (*e.g.*, *Troodon*, Fig. 7.9), o interdigitada (*e.g.*, *Allosaurus*, UUVP 5961; *Herrerasaurus*; Fig. 6.2), o estar engrosada por deposición de hueso (Currie y Zhao, 1993a). Anteriormente, los frontales desarrollan sendos procesos nasales, que en el cráneo articulado son cubiertos por los nasales (Fig. 3.2). Los frontales pueden estar afectados posteriormente por las fosas supratemporales en mayor o menor grado (*e.g.*, terópodos; Fig. 6) o incluso estar excluidos de su formación (*e.g.*, mayoría de los saurópodos, Figs. 4.2, 5.3, 5.5, y prosaurópodos, Fig. 8.2). El proceso postorbital del frontal se desarrolla lateralmente y puede estar fuertemente proyectado desde el margen lateral del frontal (*e.g.*, terópodos como *Troodon*; Fig. 7.9) o prácticamente no diferenciarse del borde lateral del frontal en vista dorsal (*e.g.*, terópodos como *Allosaurus*; saurópodos). La cercanía entre el postorbital y el lagrimal determina el grado de participación del frontal en el margen orbitario, que puede ser amplia (*e.g.*, algunos terópodos; saurópodos), estar restringida (*e.g.*, terópodos como *Sinraptor*, tiranosáuridos) o ausente, quedando el frontal totalmente excluido del margen orbitario (*e.g.*, carcarodontosáuridos, Coria y Currie, 2002a; abelisaurios, Bonaparte *et al.*, 1990) (Fig. 6.3). El conjunto de características tales como la forma, largo relativo, el grado de participación en la formación del margen dorsal de la órbita y la fosa supratemporal, forma del proceso postorbital y ornamentación, puede utilizarse para determinar a nivel taxonómico de género, e incluso de especie, a algunos dinosaurios (*e.g.*, Currie, 1987; Cau *et al.*, 2012; Paulina Carabajal y Coria, 2015).

Supraoccipital. El supraoccipital contacta anterodorsalmente con el parietal y lateroventralmente con los exoccipitales, formando el sector posterior de la pared del neurocráneo (Figs. 3.4, 4.3). En la mayoría de los dinosaurios saurisquios se dispone dorsalmente al foramen magno, en forma vertical (en un ángulo de 90° con respecto al basicráneo), si bien en algunos taxones se inclina anteroventralmente (*e.g.*, *Sinraptor*, carcarodontosáuridos, algunos coelurosaurios). La participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magno varía, pudiendo ser reducida o ausente, debido al acercamiento de los exoccipitales hacia la línea media (*e.g.*, *Syntarsus* sp.; Raath, 1977; Tykoski, 1998). La protuberancia supraoccipital (=*supraoccipital knob*) es una estructura generalmente longitudinal que varía en forma y tamaño relativos con respecto al cuerpo del supraoccipital en los distintos taxones (Figs. 3.4, 4.3). En los terópodos puede ser una protuberancia redondeada o una cresta, mientras que en saurópodos suele ser una estructura redondeada (Fig. 5.3). Esta ofrece una superficie de inserción para el *m. transversospinalis capitis* que participa de los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively y Russell, 2007). En ambos lados del supraoccipital, delimitado entre este y el parietal, abre el foramen para la vena cerebral medial caudal (=*capitis dorsalis* en trabajos previos a la publicación de Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 3.4) que comunica internamente con el sector más posterodorsal de la cavidad endocraneana correspondiente al seno venoso dorsal longitudinal (Sedlmayr, 2002; Witmer *et al.*, 2008).

Complejo exoccipital-opistótico (=otoccipital). Mientras que el exoccipital forma la pared posterior del neurocráneo (=occiput), delimitando lateralmente el foramen magno y formando parte laterodorsalmente del cóndilo occipital, el opistótico forma el sector más posterior de la pared lateral del neurocráneo formando parte de la cápsula ótica y el proceso paraoccipital. En la mayoría de los dinosaurios, el cuerpo del cóndilo occipital está compuesto principalmente por el basioccipital mientras que el grado de participación de los exoccipitales puede variar, si bien en general no supera el tercio de la superficie total del cóndilo (Figs. 3.4, 4.3), pudiendo estar excluidos de la formación del cóndilo como en el terópodo *Syntarsus* sp. (Raath, 1977). Lateralmente al cuello del cóndilo occipital, en la superficie del exoccipital abren el o los forámenes para las ramas del Nervio Craneano (NC) XII, mientras que la salida de las ramas de los NC IX-XI (foramen metótico, si es una única abertura) está delimitada entre el exoccipital y la rama ventral del opistótico).

Los procesos paraoccipitales (=*proc. occipitalis lateralis*) son proyecciones conspicuas, generalmente en forma de espada, que divergen posterolateralmente desde la pared occipital del neurocráneo (Figs. 3–4). El opistótico puede ser el componente principal del cuerpo del proceso, como se observa en el prosaurópodo juvenil *Adeoppaposaurus* (PVSJ 568, PVSJ 610) donde la sutura entre el exoccipital y el opistótico es visible (Fig. 8.1). En los terópodos, la cara posteroventral de los procesos paraoccipitales ofrece una superficie de inserción para los *mm. semispinalis capitis*, *epistropheno*

capitis lateralis, *epistropheno capitis medialis* y *rectus capitis lateralis*, los que permiten los movimientos de flexión dorsal, lateral y ventrolateral de la cabeza respectivamente (Snively y Russell, 2007). En los prosaurópdos y la mayoría de los saurópodos, la superficie de inserción para los músculos mencionados en los procesos paraoccipitales es relativamente menor (obs. pers.) y algunos de estos músculos se insertan además en el sector posterior del parietal (Harris, 2006). Los procesos paraoccipitales más profundos se observan en los terópodos de mayores dimensiones como los tiranosáuridos (*e.g.*, *Tyrannosaurus*, LACM 150167, Fig. 7.4; RSM 2523.8), mientras que en la mayoría de los tetanuros basales (Rauhut, 2003), saurópodos y prosaurópodos, la altura del proceso no supera en dos veces la altura del foramen magno (Figs. 8.1, 9.1). La rama ventral del opistótico forma la *crista tuberalis* (=*metoticstrut* en inglés, *opistotic buttress*, *crista metotica*), una cresta que se proyecta ventralmente desde la base del proceso paraoccipital hasta alcanzar, generalmente, el extremo distal de los tubérculos basales. En la mayoría de los terópodos la *crista tuberalis* está muy desarrollada, separando las caras lateral y posterior del neurocráneo de manera que el receso columelar (o la *fenestra ovalis* dependiendo del taxón) queda restringido a la cara lateral, mientras que el foramen metótico queda expuesto en la cara occipital. En los saurópodos, la *crista tuberalis* está poco expandida lateralmente y tanto la fenestra oval como la fenestra metótica se observan claramente en vista lateral del neurocráneo.

El opistótico contacta anteriormente con la rama posterior del proótico sobre la cara lateral del neurocráneo, delimitando con este la abertura correspondiente a la *fenestra ovalis* (si se observa lateralmente como en el caso de los saurópodos y algunos terópodos) o al receso columelar (=*external otic recess*, *recesus stapedialis*) cuando la *fenestra ovalis* se localiza más internamente y no se observa directamente en vista lateral, como en la mayoría de los terópodos (Fig. 3.1). Cuando está presente, el receso timpánico caudal está delimitado entre el opistótico y el proótico (Figs.

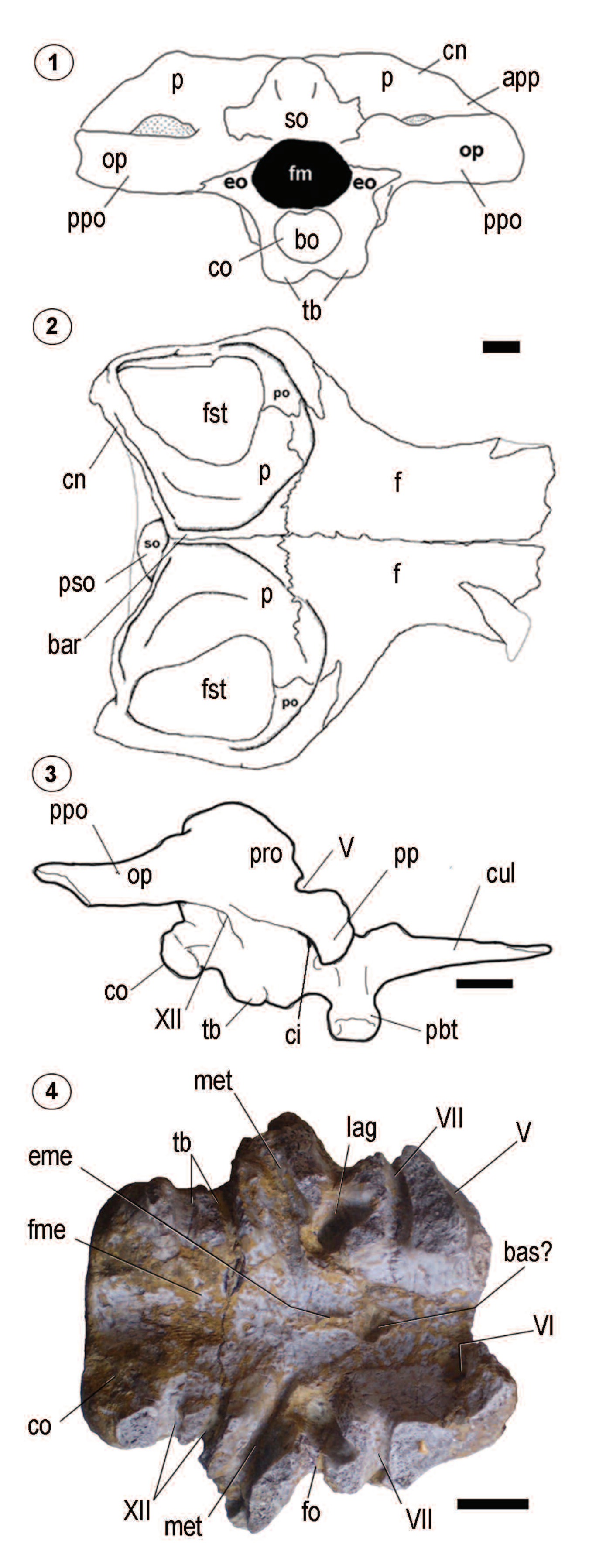


Figura 8. 1–3, ***Adeopapposaurus mognai*. 1, PVSJ 610**, cráneo en vista dorsal; **2,** cráneo en vista posterior; **3, PVSJ 568**, basicráneo en vista lateral derecha. **4,** ***Plateosaurus engelhardti*** **MB.R 4396**, basicráneo en vista dorsal. Escala= 10 mm.

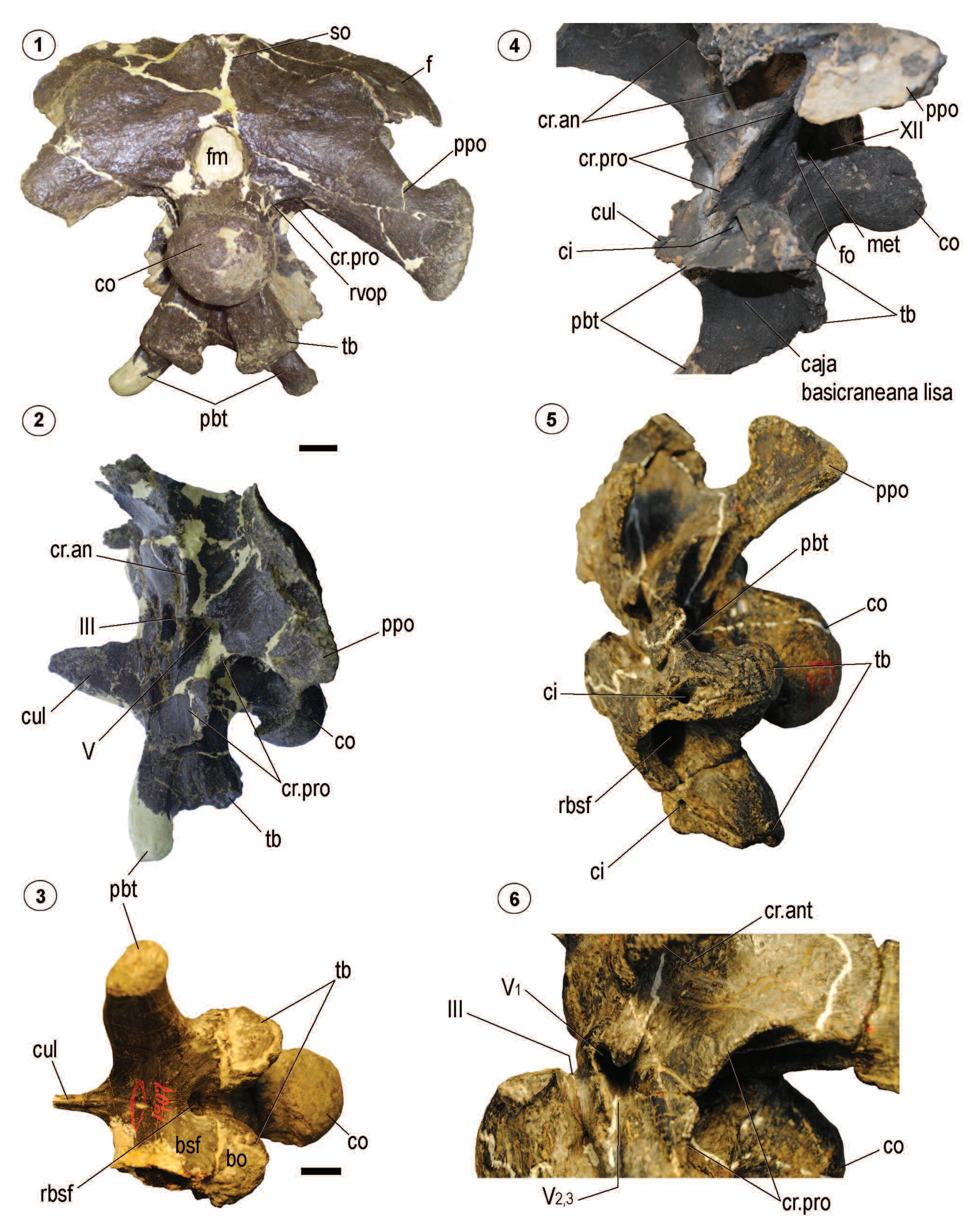


Figura 9. Neurocráneos de saurópodos Diplodocoidea. **1–3,** ***Camarasaurus***; **1–2, GMNH-PV 101**; **1,** neurocráneo en vista posterior y **2,** lateral izquierda; **3, YPM 12254***, basicráneo en vista ventral. **4,** ***Diplodocus*** **(USNM V 2673)**, neurocráneo en vista lateroventral izquierda. **5–6,** ***Apatosaurus*** **(YPM 1860*)**; **5,** neurocráneo en vista lateroventral izquierda; **6,** detalle foramen Nervio Trigémino. Escala= 20 mm. **Division of Vertebrate Paleontology, courtesy of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, NH, Estados Unidos.*

3.1, 7.5), neumatizando principalmente el proceso paraoccipital en menor (*e.g.*, *Sinraptor*, Paulina Carabajal y Currie, 2012) o mayor (*e.g.*, *Tyrannosaurus*, Witmer y Ridgely, 2009) grado. En los saurópodos y prosaurópodos tanto la *fenestra ovalis* como el foramen metótico se observan en vista lateral del neurocráneo debido a la reducción de la cresta que separa ambos forámenes (la cual corresponde a la *crista tuberalis* en los terópodos) (Fig. 10.2). En los saurópodos ambas aberturas están muy cercanas entre sí, separadas por un delgado septo: la *crista interfenestralis*. Un modelo de la variación y desarrollo de ambas crestas con respecto a la *fenestra ovalis* y el foramen metótico en los diversos grupos de saurisquios se observa en la Figura 10 (en este trabajo no se discuten las homologías de las estructuras; para una definición de las estructuras en reptiles ver Säve-Söderbergh, 1947).

Basioccipital. El basioccipital contacta dorsolateralmente con el complejo exoccipital-opistótico y anteriormente con el basiesfenoides, conformando con este el piso de la cavidad endocraneana (=*basis cranii interna*). Forma el cuello y la mayor parte del cóndilo occipital y los tubérculos basales (=*basal tubera*; ver sinónimos en Anexo 2). Los tubérculos basales son un par de proyecciones que se dirigen ventralmente desde el cóndilo occipital. Están generalmente constituidos por el basioccipital posteriormente y por el basiesfenoides anteriormente, aunque las proporciones pueden variar (Rauhut, 2003) y están transversalmente unidos entre sí por la lámina basituberal (Bakker *et al.*, 1988) (Figs. 3–4). Dependiendo del grado de fusión entre los tubérculos, estos pueden o no reconocerse individualmente en vista posterior, pudiendo ser protuberancias redondeadas o co-

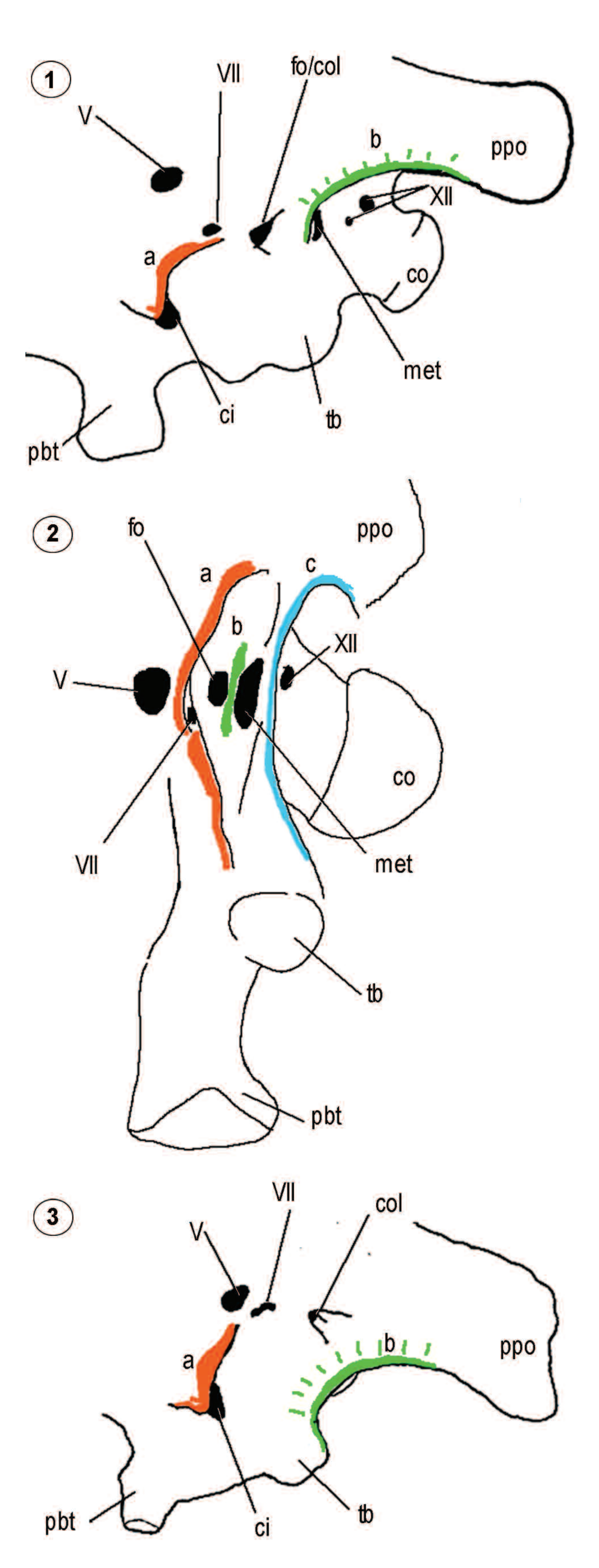


Figura 10. 1–3, Modelos de variación de la *crista tuberalis* en Saurischia. Sector posteroventral del neurocráneo en vista lateral izquierda. **1,** basado en ***Adeopapposaurus*** (**PVSJ 610**). **2,** ***Bonatitan*** (**MACN-PV RN 821**). **3,** terópodo indet. **MCF-PVPH 411**. La línea en rojo marca la cresta preótica (*preotic pendant*). La línea en verde (**b**) señala la *crista* tuberalis (*metotic strut*) que en terópodos y prosaurópodos separa la ventana oval del foramen metótico, y las caras lateral y posterior del neurocráneo, dejando el receso columelar en la cara lateral y el foramen metótico en la cara posterior. En saurópodos la cresta (**c**) se denomina *crista tuberalis* pero se desarrolla por detrás del foramen metótico, contrariamente a los terópodos. Abreviaturas: **a,** *crista* proótica (saurópodos) o *preotic pendant* (terópodos); **b,** *crista tuberalis* (terópodos y prosaurópodos) o *crista interfenestralis* (saurópodos); **c,** *crista tuberalis* (saurópodos; interpretación convencional, ver Säve-Söderbergh, 1947).

lumnares, paralelas o divergentes. Distalmente ofrecen una superficie de inserción para los músculos cervicales que permiten algunos de los movimientos de flexión lateral (*e.g.*, *m. rectus capitis dorsalis*) y de flexión dorsoventral (*e.g.*, *m. longissimus capitis profundus*) de la cabeza (Baumel y Witmer, 1993; Snively y Russell, 2007).

Basiesfenoides. El basiesfenoides contacta posteriormente con el basioccipital, dorsolateralmente con el proótico y el lateroesfenoides y anteriormente con el paraesfenoides, al que está fuertemente fusionado. Constituye la mayor parte del basicráneo, formando el piso de la cavidad endocraneana en el sector correspondiente a la fosa medular (=*fossa medullae oblongatae*) (Figs. 2–4). En la cara lateral del basicráneo se observa la cresta preótica (=*preotic pendant* en inglés; ver sinónimos en el Anexo 2), la cual ofrece una superficie de inserción para el músculo elevador del pterigoides. Cuando está bien desarrollada, esta proyección de forma alar recubre anterodorsalmente el sector de la cara lateral del basiesfenoides donde se encuentra el foramen de la arteria carótida interna (como en la mayoría de los terópodos y en algunos diplodocoideos, pero no en titanosaurios). En los saurópodos esta cresta se encuentra más desarrollada en formas basales de grandes dimensiones, como *Camarasaurus* (GMNH-PV 101; Fig. 9.2). En los terópodos, donde se desarrolla el receso timpánico lateral, el foramen externo de la carótida interna abre dentro del mismo (*e.g.*, abelisaurios, *Piatnitzkysaurus*, *Troodon*) (Figs. 1, 11.6, 12.1).

El basiesfenoides participa anteriormente en la formación de los tubérculos basales y constituye la totalidad de los procesos basipterigoideos. Estos se proyectan ventralmente desde el basicráneo y poseen distalmente una o dos facetas de articulación para el pterigoides. (Figs. 3–4). Pueden ser largos o cortos, macizos o huecos, en forma de dedo o lateralmente comprimidos. Los procesos basipterigoideos y los tubérculos basales delimitan ventralmente un sector del basicráneo que puede ser plano y liso (*e.g.*, *Herrerasaurus*, *Troodon*, saurópodos basales, Fig. 9.3–4) o estar ampliamente excavado por el receso basiesfenoidal, como en muchos terópodos (Fig. 12.2). En los terópodos espinosáuridos *Baryonyx* (BMNH R9951) e *Irritator* (SMNS 58022) y los saurópodos titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012; García *et al.*, 2015) la distancia entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos es nula (Figs. 5.1, 11.1).

Complejo paraesfenoides-basiesfenoides (=parabasiesfenoides)**.** Si bien no se observan suturas entre los dos elementos, el paraesfenoides constituye la mayor parte del proceso cultriforme (=rostro basiesfenoidal, *sphenoidal rostrum*), el cual se proyecta anteromedialmente desde el basicráneo, por delante de los procesos basipterigoideos, sosteniendo el septo interorbitario. En la mayoría de los dinosaurios el proceso cultriforme es una estructura sólida, excepto en los terópodos troodóntidos y oviraptóridos, donde la base del mismo es bulbosa y neumática (Makovicky y Norell, 2004; Osmólska *et al.*, 2004). En algunos terópodos basales, el septo es sólido pero está ampliamente afectado por el receso subselar en su base (*e.g.*, abelisaurios; Paulina Carabajal, 2011a, b) o bien por un surco longitudinal que corre ventralmente al proceso (*e.g.*, *Piveteausaurus*, MNHN 1920-7; *Sinraptor*, IVPP 10600) (Figs. 11.8, 12.4). En los terópodos de pequeño tamaño el proceso cultriforme suele tener forma de lápiz y se proyecta anteriormente y en forma horizontal, mientras que en los terópodos de grandes dimensiones, el proceso suele ser más bien comprimido lateralmente, laminar y se proyecta anterodorsalmente (Rauhut, 2003). En la mayoría de los saurópodos con el proceso cultriforme preservado, este es comprimido en forma de espada y levemente proyectado dorsalmente, como se observa en *Brachiosaurus* (MB.R. 2223.1) y *Camarasaurus* (GMNH-PV.101) (Fig. 9.2, 9.4).

El septo interorbitario es resultado de la calcificación del septo interorbitario cartilaginoso, y no está formado por el paraesfenoides (Sampson y Witmer, 2007; Paulina Carabajal, 2011a). El septo interorbitario permanece cartilaginoso en la mayoría de los dinosaurios (Ali *et al.*, 2008) siendo característico de terópodos ceratosaurios y carcarodontosáuridos (Figs. 1, 12.5–8).

Proótico. El proótico contacta posteriormente con el opistótico, ventralmente con el basiesfenoides, anteriormente con el lateroesfenoides, dorsalmente con el parietal y ocasionalmente con el frontal (Fig. 2). Posee una rama posterior con la que contacta el opistótico, delimitando con este los márgenes de la *fenestra ovalis* o del receso columelar cuando la fenestra no se observa en vista lateral del neurocráneo. En ese caso, la *columnilla auris* pasa a través del receso columelar hasta alcanzar la membrana de la *fenestra ovalis*, transmitiendo las vibraciones desde la membrana timpánica

al oído interno. Si bien no es común que la delicada columela se preserve en los fósiles, sí lo es el surco dejado por esta sobre el opistótico en la pared medial del receso columelar, el surco columelar (surco estapedial en algunos trabajos). Sobre el opistótico pueden quedar marcadas las impresiones dejadas por elementos vasculares como las arterias

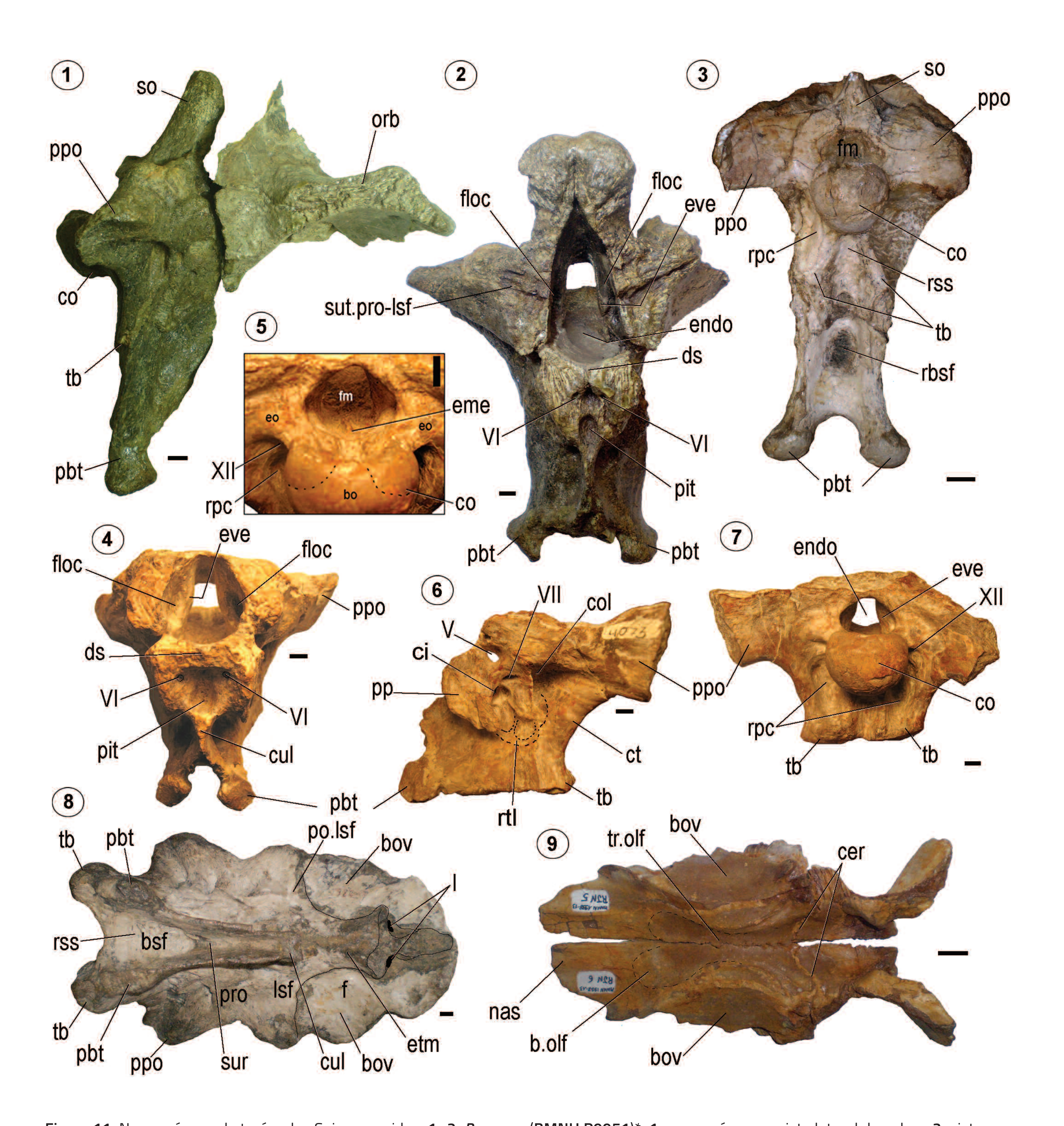


Figura 11. Neurocráneos de terópodos Spinosauroidea. **1–2,** ***Baryonyx*** (**BMNH R9951**)*; **1,** neurocráneo en vista lateral derecha y **2,** vista anterior; **3,** ***Irritator*** (**SMNS 58022**), neurocráneo en vista posterior. **4–7,** neurocráneo de ***Piatnitzkysaurus*** (**PVL 4073**); **4,** vista anterior; **5,** detalle de la cavidad endocraneana a través del foramen magno; **6,** vista lateral izquierda; **7,** vista posterior. **8,** ***Piveteausaurus*** (**MNHN 1920-7**), neurocráneo en vista ventral. **9,** ***Dubreuillosaurus*** (**MNHN 1998.13**), techo craneano en vista ventral. Escala= 10 mm. **Courtesy of the Natural History Museum, London, Reino Unido.*

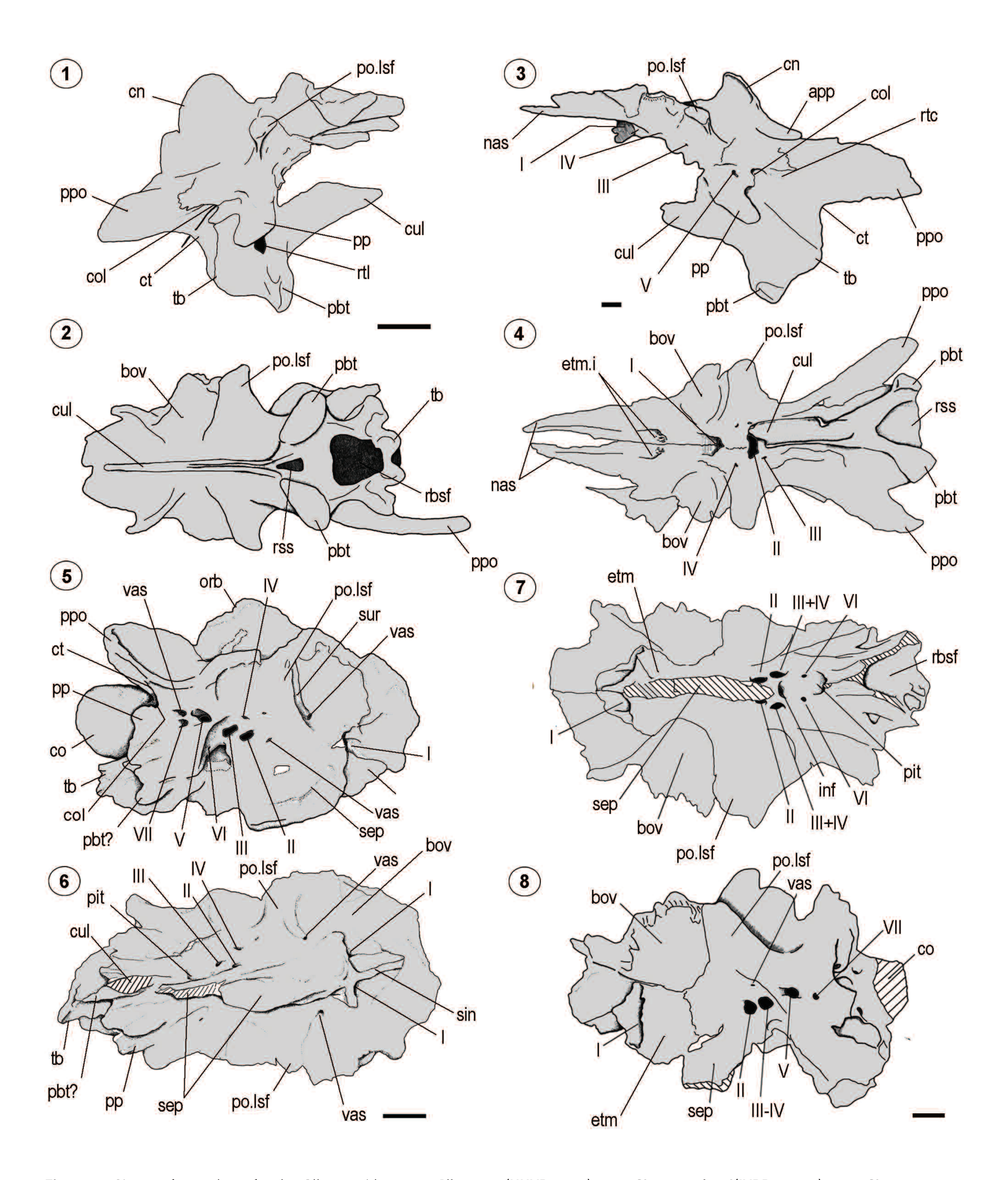


Figura 12. Neurocráneos de terópodos Allosauroidea. **1–2,** ***Allosaurus*** **(UUVP 5961)**. **3–4,** ***Sinraptor dongi*** **(IVPP 10600)**. **5–6,** ***Giganotosaurus carolinii*** **(MUCPV-CH 1)**. **7–8,** ***Carcharodontosaurus saharicus*** **(SGM-Din 1)**. **1, 3, 5, 8**, vista lateral; **2, 4, 6, 7,** vista ventral. Escala= 10 mm.

estapedial y tempororbital (Sedlmayr, 2002).

El foramen del Nervio Trigémino (NC V) está generalmente delimitado anteriormente por el lateroesfenoides y posteriormente por el proótico, si bien en algunos dinosaurios el lateroesfenoides no participa en la formación del mismo (*e.g.*, *Troodon*; Currie, 1985). El foramen del nervio Facial (NC VII) se ubica posteroventral al NC V y es de menor diámetro que este.

Lateroesfenoides. El lateroesfenoides contacta dorsalmente con parte del parietal y con el frontal, posteriormente con el proótico, ventralmente con el basiesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides (Fig. 2). En el sector posterior, el proceso postorbital del lateroesfenoides (=*capitate process*) es una proyección lateral y transversal en terópodos y posterolateral en saurópodos. Se desarrolla generalmente en contacto con el frontal o cerca del contacto fronto-parietal y delimita anteriormente la fosa supratemporal, ofreciendo una superficie de contacto lateral para el postorbital (Figs. 3.1, 3.3, 4.1). En los terópodos esta proyección maciza de hueso puede ser deprimida dorsoventralmente, en cuyo caso se adhiere a la cara ventral del frontal sin sobresalir demasiado en relieve (*e.g.*, carcarodontosáuridos, *Sinraptor dongi*; Fig. 12.4, 12.6), o puede ser de sección transversal subcircular o subtriangular destacándose como una estructura con aspecto de dedo (*e.g.*, *Allosaurus*, tiranosáuridos; Figs. 7.5; 11.1). Presenta una gran variación morfológica en saurópodos también, siendo una proyección delicada y en forma de espada, corta y fuertemente proyectada posteriormente en titanosaurios, dicraoesaurios y rebaquisaurios (Fig. 5); laminar en *Giraffatitan* o más robusta en *Spinophorosaurus* (F. Knoll, com. pers.).

Anteroventralmente a la base del proceso postorbital, puede estar presente una pequeña depresión que marca el contacto con el hueso epipterigoides. En las descripciones de saurópodos el proceso postorbital del lateroesfenoides y su borde ventral aquillado reciben el nombre de *crista antotica* (Figs. 4.1, 5.1, 5.4). En los titanosaurios estudiados el lateroesfenoides desarrolla medialmente (endocranealmente) un refuerzo vertical ("pilar") de la pared del neurocráneo, el cual señala el contacto con el proótico (Paulina Carabajal *et al.*, 2008). Este pilar se refleja en los moldes endocraneanos como una depresión longitudinal vertical que separa el cerebro medio del posterior (Paulina Carabajal, 2012). El lateroesfenoides conforma el margen posterior de los forámenes del Nervio Oculomotor (NC III) y el Nervio Troclear (NC IV).

Orbitoesfenoides. El orbitoesfenoides contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el lateroesfenoides, ventromedialmente con su contraparte y anteriormente con los elementos etmoidales, los que raramente están osificados en los dinosaurios terópodos (*e.g.,* tiranosáuridos, abelisáuridos, *Sinraptor*; *e.g.*, Paulina Carabajal y Currie, 2012). El orbitoesfenoides conforma en la mayoría de los

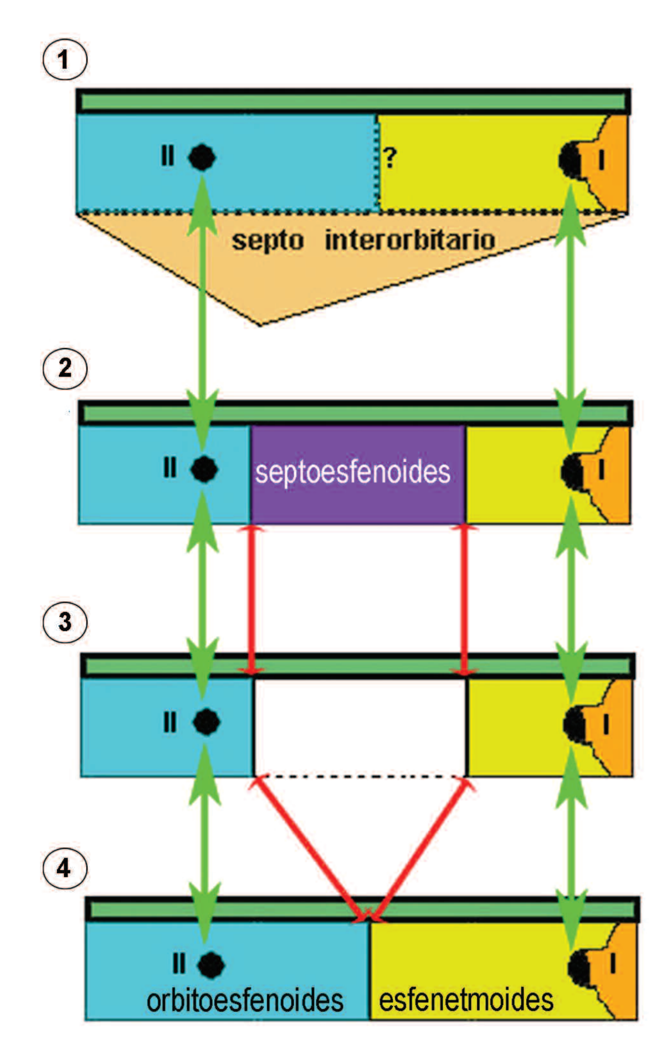


Figura 13. Esquema de la región esfenoidal del neurocráneo en vista lateral derecha, mostrando la relación del frontal con los elementos etmoidales osificados en carcharodontosáuridos y neoceratosaurios. **1,** ***Acrocanthosaurus*** sp. (Welles y Langston, mansucrito inédito). **2,** ***Sinraptor*** y celurosaurio indet. (**MCF-PVPH 411**) (Paulina Carabajal, 2009). **3,** ***Piveteausaurus*** (Taquet y Welles, 1977). **4,** tiranosáuridos (*e.g.*, **TMP 2001.36.01**). (Tomado de Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012).

casos el margen anterior de los forámenes de los nervios craneanos Oculomotor y Óptico (NC IIIy NC IV), de los cuales generalmente el NC III es el de mayor diámetro. El foramen del NC II está delimitado por el orbitoesfenoides (Figs. 3.1, 4.1). El foramen de cada lado se ubica cerca de la línea media, pudiendo estar separados o confluentes en una única abertura. Anteriormente, los orbitoesfenoides se unen ventromedialmente y delimitan, junto con el frontal, la abertura a través de la cual pasa el tracto olfatorio, indicada en las ilustraciones como foramen craneano I (olfatorio), cuando no hay elementos etmoidales preservados. En los carcarodontosáuridos, el orbitoesfenoides aparentemente es desplazado ventralmente por el lateroesfenoides, por lo que no toma contacto con los elementos etmoidales osificados (Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012).

Elementos etmoidales osificados. El complejo etmoidal rodea el tracto y los bulbos olfatorios. Raramente se preservan en los reptiles fósiles, debido a que permanecerían en estado cartilaginoso en el estadio adulto (Romer, 1968). Se reconocen elementos etmoidales osificados en algunos terópodos (son característicos de abelisáuridos, carcarodontosáuridos y tiranosáuridos) y en algunos ornitisquios (="presfenoides"). El complejo etmoidal en dinosaurios está conformado por el esfenetmoides y mesetmoides (ver Ali *et al.*, 2008 y discusión referente a homologías). Anteriormente, el esfenetmoides puede presentar forma de herradura (*e.g.*, *Sinraptor*) en cuyo caso el frontal techa la cavidad, o en forma de anillo en cuyo caso, el frontal queda excluido del techo de la cavidad de los bulbos olfatorios (*e.g.*, abelisáuridos, carcarodontosáuridos, tiranosáuridos). Un septo medial formado por el mesetmoides (denominado septo internasal, Ali *et al.*, 2008), separa las cavidades ocupadas por los bulbos olfatorios. Este se proyecta, en general, anteriormente adosado a la cara ventral del frontal (Figs. 7.6, 12.6). En los terópodos, en los que se han preservado elementos etmoidales osificados, se observan cuatro patrones (Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012) (Fig. 13): 1) en los carcarodontosáuridos y neoceratosaurios, los elementos etmoidales están bien desarrollados anteroposteriormente y se encuentran fusionados tanto al orbitoesfenoides como al septo interorbitario (Fig. 13.1), en cuyo caso, no existen suturas visibles a lo largo de toda la estructura; 2) entre el esfenetmoides y el orbitoesfenoides puede haber una osificación extra formando las paredes de la cavidad del tracto olfatorio denominada septoesfenoides, reconocida únicamente en *Acrocanthosaurus* (S.P. Welles y W. Langston, *com. pers.*) (Fig. 13.2); 3) el esfenetmoides tiene forma de U, no está fusionado al frontal y no contacta con el orbitoesfenoides ya que hay un espacio sin osificar entre ambos (*e.g.*, Celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, Coria y Currie, 2002b; *Sinraptor*, IVPP 10600; Paulina Carabajal y Currie, 2012: fig. 1A) (Fig. 13.3); 4) en los tiranosáuridos (Ali *et al.*, 2008) y en *Piveteausaurus* (MNHN 1920-7), el esfenetmoides está bien desarrollado anteroposteriormente y contacta directamente con el orbitoesfenoides mediante una sutura transversal bien definida (Fig. 13.4).

En los casos donde no se preserva el esfenetmoides ni el septo interorbitario se estima que dichas estructuras habrían permanecido cartilaginosas. La presencia de un septo interorbitario osificado está directamente relacionada con la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no viceversa.

Forámenes craneanos

En un neurocráneo aislado se observan, de atrás hacia delante, los forámenes de los NC XII, foramen metótico (si es una única abertura para los NC IX-XI), NC VII, NC VI (en el basiesfenoides), NC V, NC IV, NC III, NC II y NC I (Fig. 14). En ocasiones el basicráneo se preserva en forma aislada, en cuyo caso se observan a ambos lados del piso de la cavidad

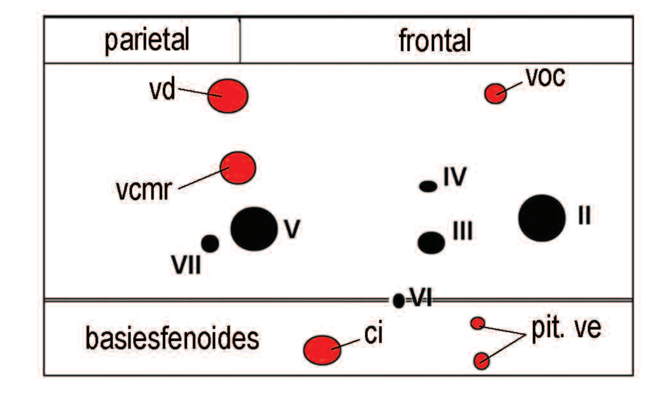


Figura 14. Esquema simplificado mostrando la posición relativa de los forámenes de nervios craneanos (en negro) y forámenes vasculares (en rojo) en sector anterior de la pared lateral del neurocráneo de un Saurischia.

endocraneana los canales de los nervios craneanos en corte longitudinal, así como tambien algún aspecto del oído interno en corte transversal (lagena o vestíbulo, a veces algún canal semicircular). Un ejemplo se observa en la Fig. 15.

Foramen craneano I. El Nervio Craneano Olfatorio corresponde al foramen más anterior en el neurocráneo. Cuando los elementos etmoidales están osificados, los márgenes del foramen están delimitados por los esfenetmoides y el frontal (ver Ali *et al.*, 2008) y la cavidad a la que comunican era la ocupada por los bulbos olfatorios (Figs. 1, 11.8, 12.5–8). Cuando los elementos etmoidales no se preservan osificados, la gran abertura delimitada entre el frontal dorsalmente y ambos orbitoesfenoides lateroventralmente, corresponde al sector más proximal del tracto olfatorio y suele indicarse como el NC I en las ilustraciones (*e.g.*, Fig. 12.4). La mayoría de los terópodos presentan tractos olfatorios relativamente largos, contrariamente a los cortos tractos presentes en la mayoría de los saurópodos.

Foramen craneano II. El foramen del Nervio Óptico está incluido completamente en el orbitoesfenoides. En algunos casos, el par de forámenes confluye en una única abertura

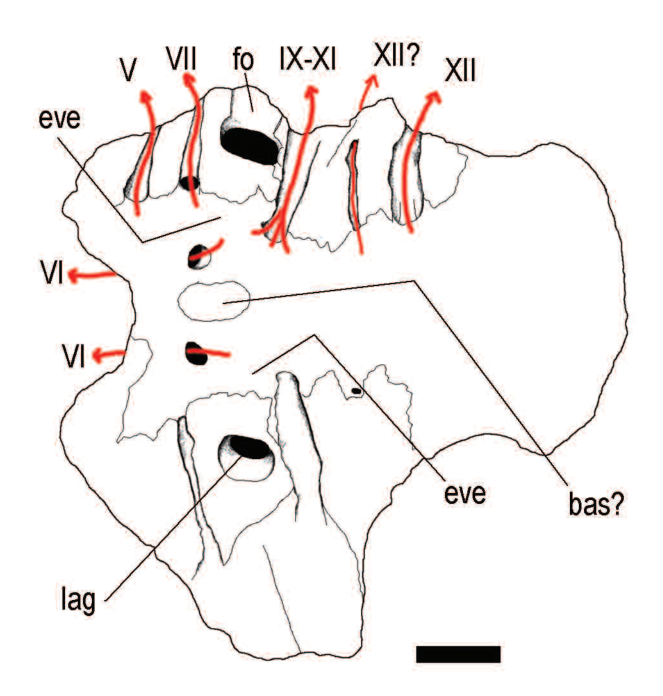


Figura 15. Dibujo de líneas de una vista dorsal del piso de la cavidad endocraneana del saurópodo titanosaurio (**MPCA-PV-80**) mostrando los canales de los nervios craneanos en corte longitudinal y la lagena del oído interno en corte transversal. (Modificado de Paulina Carabajal, 2012).

ventromedial (*e.g.*, *Sinraptor*; Fig. 12.4). Endocranealmente, justo por detrás del/los forámenes NC II, puede haber una depresión oval, excavada en los orbitoesfenoides, correspondiente al quiasma óptico. En los moldes endocraneanos, las raíces de los nervios izquierdo y derecho confluyen en dicho sector, como se observa en algunos titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012).

Foramen craneano III. El Nervio Craneano Oculomotor o Motor Ocular Común (NC III) atraviesa la pared del neurocráneo a través de un foramen delimitado anteriormente por el orbitoesfenoides y posteriormente por el lateroesfenoides. Suele ser de mayor diámetro que el NC IV y se ubica, por lo general, ventralmente a este. Ambos nervios, Troclear y Oculomotor, suelen estar muy cerca entre sí y en algunos casos abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen (*e.g.*, *Carcharodontosaurus saharicus,* SGM-Din 1, Fig. 12.7–8). Se originan en el mesencéfalo (cerebro medio) inervando, junto con el nervio Abducens, los músculos que se encargan del movimiento del globo ocular.

Foramen craneano IV. El Nervio Craneano Troclear (NC IV) indica generalmente el contacto entre el orbitoesfenoides, que forma el margen anterior, y el lateroesfenoides que forma el margen posterior. Suele ser de menor tamaño que el NC III y se ubica en general dorsalmente a este (Fig. 12.4–5, 12.7). Como fuera mencionado, en muchos otros casos, el Nervio Troclear abandona la cavidad endocraneana junto con el Nervio Oculomotor.

Foramen craneano V (=foramen proótico). En la mayoría de los dinosaurios, la raíz del Nervio Trigémino (NC V) emerge de la medula oblongata y las ramas Oftálmica (NC V_1), maxilar (NC V_2) y mandibular (NC V_3) abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen, por delante de la eminencia vestibular y del foramen NC VII. Externamente, todas las ramas del Trigémino emergen a través de única abertura (en cuyo caso se indica como NC V) o bien la rama oftálmica (V_1=*foramen n. ophtalmici*) puede tener un foramen independiente del foramen maxilomandibular ($V_{2,3}$), en cuyo caso el NC V_1 suele estar delimitado por el lateroesfenoides. Un foramen separado para el V1 se observa, por ejemplo, en *Carnotaurus* (Fig. 1), *Troodon* (TMP 86.36.457; Currie y Zhao, 1993b) y *Piveteausaurus* (MNHN 1920-7). Un estado intermedio, en el que la rama oftálmica no se ha separado por completo y el foramen V presenta forma de ocho

debido a una constricción que evidencia la eminente separación, se observa en el neurocráneo de algunos terópodos (*e.g.*, *Sinraptor dongi*, Currie y Zhao, 1993a; Fig. 12.3), algunos megalosáuridos (Paulina Carabajal, 2009) y en el saurópodo *Apatosaurus* (YPM 1860; Fig. 9.6). Tres forámenes separados para las ramas V_1, V_2 y V_3 han sido documentados solamente en terópodos therizinosaurios (Lautenschlager *et al.*, 2012). En los saurópodos en general se observa una única abertura para todas las ramas del Trigémino, incluyendo titanosaurios, dicraeosáuridos, *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Spinophorosaurus* (*e.g.*, Janensch, 1935–1936; Knoll *et al.*, 2006, 2012; Balanoff *et al.*, 2010; Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2014), mientras que una rama oftálmica separada se observa en *Camarasaurus* (Zheng, 1996; GMNH-PV 101, obs. pers.)

Foramen craneano VI. El par de forámenes internos para el Nervio Craneano Abducens (NC VI), derecho e izquierdo, se encuentra sobre el piso de la cavidad endocraneana, justo por detrás del *dorsum sellae* y cerca de la línea media (Fig. 15). En los dinosaurios estudiados, los pasajes de estos nervios atraviesan el basiesfenoides anteroventralmente pudiendo penetrar la fosa pituitaria (*e.g.*, *Baryonyx*, NBNH R9951 y *Piatnitzkysaurus*, Fig. 11.2, 11.4) o pasando lateralmente a esta (*e.g.*, *Troodon*, TMP 86.36.457, Fig. 7.2), *Apatosaurus* (YPM 1860), *Camarasaurus grandis* (YPM 1225; si bien parece haber un contacto en el ejemplar CM 11338, F. Knoll com. pers.) y en los titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012, tab. 1).

Foramen craneano VII. Endocranealmente, los forámenes internos de los NC V y VII abren por delante de la eminencia vestibular (Fig. 15). El foramen externo del Nervio Facial (NC VII) es de menor diámetro y sus márgenes están formados solo por el proótico. En la mayoría de los dinosaurios, las ramas del nervio abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen y se separan externamente. En algunos casos, un surco posterodorsal y otro ventral indican el recorrido de las ramas palatina (VII_p) e hiomandibular (VII_h) respectivamente (*e.g.*, *Piatnitzkysaurus*; Fig. 11.6). La separación interna de dichas ramas del Nervio Facial se observa muy raramente entre los dinosaurios, siendo descrita únicamente en los terópodos *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005), *Alioramus* (Bever *et al.*, 2013) y *Shaochilong* (Brusatte *et al.*, 2010) y en el saurópodo *Cetiosaurus* (Galton y Knoll, 2006).

Un caso particular se da en tiranosáuridos adultos (*e.g.*, LACM 150167; RSM 2523.8) donde, si bien el foramen NC VII se ubica posteroventralmente al NC $V_{2,\ 3}$ como en el resto de los terópodos, ambos forámenes abren en el interior de un profundo receso, cuya abertura externa es la única que se ve en una vista lateral del neurocráneo (*e.g.*, *Daspletosaurus*, *Tyrannosaurus*; Brochu, 2003: Fig. 28; Paulina Carabajal, 2009).

En los moldes endocraneanos, el pasaje del NC VII es de menor diámetro que el NC V. En *Diplodocus* el pequeño diámetro del pasaje del Nervio Facial (VII) se ha interpretado como evidencia en contra de la presencia de musculatura asociada a una proboscis en ese género (Knoll *et al.*, 2006). Ambos pasajes corren paralelos y lateralmente en terópodos, mientras que en los saurópodos el pasaje del NC VII puede prolongarse ventrolateralmente en la pared del neurocráneo para salir a través de un foramen externo ubicado muy ventralmente al NC V. En el rebaquisáurido *Limaysaurus tessonei* el foramen VII se ubica por detrás de la *crista* proótica y solo se observa en vista posterior del neurocráneo (Calvo y Salgado, 1995: fig. 5).

Foramen craneano VIII. El nervio auditivo o Nervio Vestibulococlear abandona la cavidad endocraneana a través de forámenes en la parte ventral de la eminencia vestibular para alcanzar el sector vestibular del oído interno. Son, en general, forámenes de muy pequeño diámetro por lo que no se observan en la mayoría de los moldes endocraneanos. Este nervio penetra la cápsula ótica y no tiene un foramen externo en el neurocráneo. Cuando en algunas publicaciones se ilustra erróneamente el NC VIII en una vista lateral del neurocráneo, dicho foramen corresponde a la *fenestra ovalis* o al receso columelar, dependiendo del taxón.

***Foramen metótico (CN IX-XI)* (=foramen yugular, *metotic fissure*, *foramen vagi*, *foramen lacerum*).** Los Nervios Craneanos IX-XI abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen, el foramen metótico, en un gran número de dinosaurios incluyendo la mayoría de los terópodos y saurópodos. Sin embargo, en ocasiones estos nervios pueden tener salidas independientes y la nomenclatura de los forámenes puede ser controversial (*e.g.*, Sampson y Witmer, 2007). Gower y Weber (1998) presentan una discusión definiendo que cuando la fisura metótica del condro-

cráneo persiste como una única e indivisa abertura en el osteocráneo, se denomina "foramen metótico" pero cuando está dividido el foramen anterior recibe el nombre de fenestra pseudorotunda (=*foramen cochlae*, *recessus scalae tympani*) mientras que el foramen posterior recibe el nombre de foramen yugular o vago. Por el foramen yugular pasan al menos el NC X y la vena yugular interna (Gow, 1990). En la literatura, sin embargo, se encontrarán descripciones en las que se denomina foramen yugular a la abertura para los NC IX-XI y vena yugular interna, por lo que se recomienda discreción con el uso de este término.

En la mayoría de los saurópodos el foramen metótico es relativamente grande, similar en diámetro al NC V, y dorsoventralmente elongado, estando separado de la ventana oval por solo unos milímetros de hueso (Fig. 5.1). La comunicación del canal metótico con el laberinto óseo de la cápsula ótica es a través de la fenestra pseudorotunda o *recessus scalae tympani* ("ducto perilinfático" de Gow, 1990), como se observa por ejemplo en el titanosaurio MGPIFD-GR 118; Paulina Carabajal y Salgado, 2007: fig. 3).

Foramen craneano XII. Las tres ramas del Nervio Hipogloso abandonan el neurocráneo, dependiendo del taxón, a través de uno a tres forámenes que atraviesan el exoccipital. Sin embargo, el número de forámenes externos no siempre es igual al número de forámenes internos. En algunos casos la subdivisión de uno de estos forámenes resulta en un total de cuatro forámenes externos, como en el terópodo *Troodon* sp. (TMP 86.36.457; Fig. 7.3) o en un número inferior, como en el titanosaurio *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008) donde se observan dos forámenes internos y un único foramen externo para el NC XII (Paulina Carabajal, 2012).

Forámenes vasculares

Los elementos vasculares dejan marcas en el neurocráneo. Además de surcos y forámenes (el foramen de la arteria carótida interna es el más constante; Fig. 14), endocranealmente algunos senos venosos también pueden dejar sus impresiones (*e.g.*, seno venoso longitudinal medial, Witmer *et al.*, 2008).

Elemento de vascularización del tracto olfatorio. En terópodos con neurocráneos que preservan elementos etmoidales osificados pueden reconocerse, en algunos casos, uno o dos pares de forámenes que comunican el conducto del tracto olfatorio con el exterior, y que corresponden a elementos de vascularización (*e.g.*, *Carnotaurus*, Paulina Carabajal, 2011a; *Giganotosaurus*, Paulina Carabajal y Canale, 2010; Figs. 1, 12.5–6).

Arteria carótida interna. El foramen a través del cual la carótida interna penetra el basicráneo (=*videan canal*) se encuentra en la cara lateral del basiesfenoides, en general caudalmente a la *crista* preótica (=*preotic pendant*), ya sea sobre la superficie del hueso (prosaurópodos y saurópodos basales; Figs. 8.3, 9.4) o dentro del receso timpánico lateral (terópodos; Fig. 11.6). En el caso particular de los titanosaurios, el foramen carotideo se encuentra sobre la cara medial o interna del proceso basipterigoideo, por lo que no es visible en vista lateral del basicráneo (Paulina Carabajal, 2012) (Fig. 5.2, 5.6). El pasaje de la arteria carótida interna atraviesa el basiesfenoides para penetrar en el sector más posteroventral de la fosa pituitaria, ya sea a través de dos forámenes separados como en el prosaurópodo *Adeoppaposaurus* (PVSJ 568), todos los saurópodos estudiados (Fig. 5.2) y algunos terópodos como *Abelisaurus* (MCPA 11.098; Paulina Carabajal, 2011b), *Dromaeosaurus* (Currie y Zhao, 1993a) y *Gallimimus bullatus* (Osmólska *et al.*, 1972), o a través de un único foramen cuando confluye con su contraparte (*e.g.*, *Piatnitzkysaurus*, PVL 4073; *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; tiranosaurios, TMP 2001.36.01, LACM 150167; *Itemirus*, Kurzanov, 1976; *Troodon* sp., TMP 86.36.457, Currie y Zhao, 1993a; y *Byronosaurus*, Makovicky *et al.*, 2003) (Fig. 7.2).

Vena cerebral medial rostral (=*rostral middle cerebral vein*). El foramen de esta vena es pequeño y atraviesa generalmente el sector dorsal del lateroesfenoides, por encima del NC V, cerca del contacto de ese elemento con el parietal-frontal. En algunos casos se observa además la vena dorsal de la cabeza (=*dorsal head vein*), ubicada más dorsalmente y desembocando en la fosa supratemporal (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 14). En los neurocráneos donde estos forámenes no están presentes, se interpreta que la vena cerebral medial rostral y la vena dorsal abandonan la cavidad endocraneana a través del foramen Trigémino (Rauhut, 2003).

Vena cerebral medial caudal (=*vena capitis dorsalis, dorsal head vein* en trabajos previos a Sampson y Witmer, 2007; Witmer *et al.*, 2008; Witmery y Ridgely, 2009). El foramen

para esta vena se encuentra delimitado entre el supraoccipital y el parietal de cada lado del neurocráneo, observándose en la vista occipital en la mayoría de los dinosaurios. Endocranealmente, estos elementos vasculares están en conexión con el sector más posterior del seno venoso longitudinal dorsal (Fig. 3.4).

Vena orbitocerebral. Pequeño foramen que atraviesa generalmente el área lateroesfenoides-orbitoesfenoides, dorsalmente a los NC III y IV y cerca del contacto con el frontal (Fig. 14). Cuando no está presente, la vena orbitocerebral probablemente abandona la cavidad endocraneana a través del foramen del NC IV, como se observa por ejemplo en *Amargasaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2014) (Fig. 5.4).

Neumaticidad

Una cavidad neumática o receso neumático es una depresión o cavidad en el hueso generada por las partes blandas de diversos sistemas neumáticos. Siguiendo la clasificación propuesta por Witmer (1997) y modificaciones posteriores (Dufeau, 2011), los recesos neumáticos más comúnmente observados en dinosaurios pueden ser de origen: (1) timpánico, receso timpánico lateral o anterior (Fig. 11.6) y receso timpánico caudal (Figs. 7.5, 12.3); (2) faríngeo, receso basipterigoideo (Fig. 12.1) y receso basiesfenoidal (Fig. 12.2); (3) derivados del sistema cervical de sacos aéreos pulmonares: receso subselar (Figs. 11.8, 12.4), receso paracondilar y receso subcondilar (Fig. 3.1, 3.3). La mayoría de estos recesos se desarrollan en el neurocráneo de los terópodos, estando reducidos o casi ausentes en saurópodos y prosaurópodos (Fig. 9.3, 9.5). En estos se puede observar un receso basiesfenoidal reducido a un foramen, denominado por algunos autores *craniopharingeal foramen* (*e.g.*, Balanoff *et al.*, 2010). Si bien aspectos del sistema neumático del cráneo han sido descriptos para numerosas familias de terópodos (Chure y Madsen, 1998; Dufeau, 2011), la evolución de la neumaticidad del cráneo, y específicamente del neurocráneo de los terópodos es aún poco comprendida.

Morfología endocraneana

La cavidad endocraneana es el espacio delimitado por los elementos que forman el neurocráneo en el que se alojaba el encéfalo, senos venosos y otros tejidos blandos (Fig. 16). Características endocraneanas importantes pueden obtenerse de las paredes internas del neurocráneo, incluyendo el techo craneano, paredes laterales y basicráneo.

Sobre la cara ventral del frontal se observan las impre-

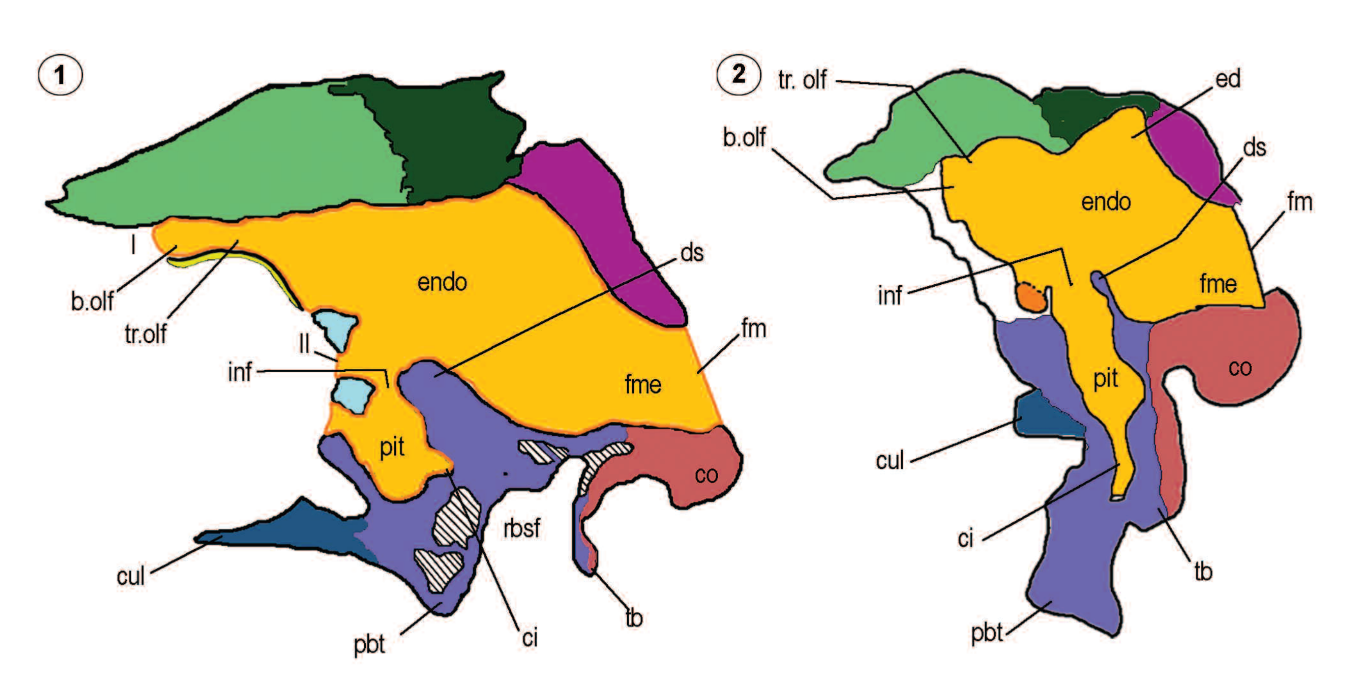


Figura 16. Esquema del corte sagital del neurocráneo mostrando la morfología de la cavidad endocraneana. **1,** Theropoda. **2,** Sauropoda. Colores ídem figura 3.

siones de los hemisferios cerebrales y anteriormente las impresiones del tracto olfatorio y de los bulbos olfatorios (Figs. 7.8, 7.10, 11.9). Lateralmente a las impresiones de los bulbos olfatorios pueden verse marcas del contacto con los elementos etmoidales. El tracto olfatorio puede ser extremadamente corto en los saurópodos (Fig. 16.2) y relativamente largo en prosaurópodos y terópodos (Fig. 16.1).

Endocranealmente, el basiesfenoides forma el piso del sector anterior y medio de la fosa medular, el cual se interrumpe anteriormente en el *dorsum sellae* donde forma el borde posterior del foramen infundibular (Fig. 16). Esta abertura comunica ventralmente la cavidad endocraneana con la fosa pituitaria (=*fossa hipophysialis, sella turcica*), espacio que alojaba la glándula homónima y otros tejidos blandos. El *dorsum sellae*, compuesto principalmente por el basiesfenoides, puede estar formado dorsalmente por el contacto medial de los lateroesfenoides como en el terópodo *Syntarsus hodensiensis* (Raath, 1977), el hadrosáurido *Corytosaurus* (TMP 1975) y al menos en saurópodos titanosaurios (Paulina Carabajal *et al.*, 2008), o por un contacto entre los proóticos como fuera mencionado para algunos prosaurópodos (Gow, 1990). Caudalmente al *dorsum sellae* y a cada lado de la línea media, se encuentran los dos forámenes internos a través de los cuales el Nervio Craneano VI abandona la cavidad endocraneana. En algunos dinosaurios, sobre el piso de la cavidad endocraneana se observa un único foramen sobre la línea media, por detrás del NC VI, que comunica con un pasaje de poco diámetro que penetra la fosa pituitaria posterodorsalmente. Esta estructura, probablemente vascular, ha sido identificada como arteria basilar (?) en el prosaurópodo *Plateosaurus* (Galton, 1985; MB.R.4396), *Giraffatitan* (Janensch, 1935–1936; Knoll y Schwarz-Wings, 2009), *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012) y los titanosaurios MML-194 (García *et al.*, 2008) y *Bonatitan* (Paulina Carabajal, 2012) (Figs. 8.4, 15). Otros autores sugieren un origen venoso para este pasaje (Sues *et al.*, 2015).

La eminencia medular (=*eminentia medullaris*) se desarrolla en el piso de la fosa medular como una baja cresta longitudinal medial que separaba sagital y ventralmente la *medula oblongata* del encéfalo (Figs. 8.4, 11.5). Fue descrita por primera vez por Huene (1908) en el dinosaurio prosaurópodo *Plateosaurus*, aunque no está presente en *P. engelhardti* (MB.R.4396). Se observa también en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ-568; Martínez, 2009) y en los terópodos *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073; Rauhut, 2004), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Carcharodontosaurus idiguensis* (Brusatte y Sereno, 2007), *Bambiraptor* (Burnham, 2004), *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004), *Dromaeosaurus* (Chure y Madsen, 1998), *Troodon* (TMP 86.36.457) y *Poekilopleuron*? *valesdunensis* (MNHN 1998.13), como también en algunas aves actuales y fósiles (Elzanowski y Galton, 1991).

La forma y tamaño de la fosa pituitaria varía dependiendo del grupo, siendo llamativamente hipertrofiada y posteroventralmente proyectada en saurópodos (*e.g.*, Hopson, 1979) (Fig. 16.2). Sobre la pared posterior de la fosa pituitaria, desembocan posteroventralmente ambas carótidas internas, ya sea mediante aberturas separadas (*e.g.*, todos los saurópodos y algunos terópodos como abelisáuridos y *Dubreuillosaurus,* MNHN 1998.13) o mediante una única abertura (*e.g.*, *Piatnitzkysaurus*, PVL 4073; *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; tiranosáuridos; *Troodon*, TMP 86.36.457; Figs. 7.2, 11.2). Cuando el NC VI penetra la fosa pituitaria el par de forámenes externos se observa dorsalmente al/los forámenes de las carótidas internas como en algunos terópodos (*e.g.*, *Syntarsus*, Raath, 1977, carcarodontosáuridos, megalosaurios, abelisáuridos, *Piatnitzkysaurus*, Rauhut, 2004, tiranosaurios como *Tyrannosaurus* LACM 150167 y *Daspletosaurus*, TMP 2001. 36.01) y algunos saurópodos (*Spinophorosaurus*, Knoll *et al.*, 2012; *Amargasaurus*, Paulina Carabajal *et al.*, 2014 y *Diplodocus*, F. Knoll, com. pers.) (Figs. 11.2, 11.4, 12.5). Cuando el Nervio Craneano VI no ingresa a la fosa pituitaria, atraviesa el basiesfenoides lateralmente a la misma y desemboca en un foramen en la pared lateral del basicráneo. Esto se observa en algunos terópodos como *Troodon* (TMP 86.36.457) y *Sinraptor* (IVPP 10600) y algunos saurópodos como *Apatosaurus*, (Balanoff *et al.*, 2010) y titanosaurios (*e.g.*, Paulina Carabajal, 2012) (Figs. 5, 7.2).

Endocranealmente, el lateroesfenoides encierra lateralmente los hemisferios cerebrales. Este sector del encéfalo suele ser el que mejor rellena la cavidad encefálica. Un indicador de esto es la presencia de impresiones vasculares en la cara ventral del frontal y cara medial del lateroesfenoides (Evans, 2005). Sobre las paredes laterales de la cavidad endocraneana se destaca la eminencia vestibular (=*eminentia vestibularis*, *vestibular pyramid*), formada principalmente por el proótico y el opistótico, que aloja en su interior el labe-

rinto óseo del oído interno (Figs. 7.1, 11.4). Sobre la cara anterior de la eminencia vestibular puede desarrollarse, en mayor o menor grado, el receso flocular (=*auricular, fossa subarcuata*) donde se alojaba el flóculo del cerebelo. El receso flocular está presente en todos los terópodos, encontrando su máximo desarrollo en maniraptoriformes (*e.g.*, *Troodon*, TMP 86.36.457, TMP 82.19.23; Fig. 7.1 y *Epichirostenotes*, ROM 43250) y en terópodos avianos (Witmer *et al.*, 2003). El receso flocular está reducido en prosaurópodos (*e.g.*, *Plateosaurus*, SMNS F.65) y fue descrito en algunos pocos saurópodos basales (*e.g.*, Janensch, 1935–1936; Galton y Knoll, 2006; Knoll y Schwarz-Wings, 2009; Knoll *et al.*, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2013).

EL NEUROCRÁNEO DE DINOSAURIOS SAURISCHIA

Theropoda

El patrón morfológico del neurocráneo de los terópodos (excluyendo grupos más derivados, como troodóntidos, oviraptóridos y terópodos avianos) es similar al presente en los prosaurópodos (Figs. 3, 8). En términos generales, se trata de una caja craneana más larga anteroposteriormente que transversalmente. En el techo craneano, los frontales son más largos que los parietales (excepto en Oviraptorosauria, Rauhut, 2003; Osmólska *et al.*, 2004). El parietal puede desarrollar un proceso dorsomedial (característico de ceratosaurios) que a su vez puede emitir una proyección posteromedial en forma de lengua que se apoya sobre el supraoccipital, como en algunos terópodos basales como *Sinosaurus* (Xing *et al.*, 2014), ceratosaurios (Figs. 1, 6.3) y carcarodontosáuridos (*e.g.*, Holtz, 1994; Coria y Currie, 2002a; Rauhut, 2003; Fig. 6.1).

Los terópodos se caracterizan por tener fosas supratemporales separadas por una distancia transversal que nunca es mayor que el largo del parietal (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Dentro de dichos parámetros, ambas fosas supratemporales pueden estar separadas por una barra sagital plana y relativamente ancha (*e.g.*, *Herrerasaurus*, PVSJ 407; *Sinraptor*, IVPP 10600; *Zupaysaurus*, PULR 076; *Struthiomimus*, TMP90.26.01 y *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; Fig. 6.2), pueden estar muy cerca entre sí al menos en el parietal (*e.g.*, abelisáuridos; Fig. 6.3) o pueden confluir sobre la línea media y quedar separadas por una verdadera cresta sagital (*e.g.*, tiranosáuridos y troodóntidos; Fig. 7.9).

En general, en los terópodos pequeños la participación del frontal en el margen orbitario es amplia, mientras que es proporcionalmente menor en terópodos de gran tamaño, debido al acercamiento entre el postorbital y el prefrontal/lagrimal. Sin embargo, la participación del frontal en el margen de la órbita podría variar durante la ontogenia (P. Currie, com. pers.) lo que estaría indicando un fenómeno de alometría negativa (Paulina Carabajal, 2009).

En la mayoría de los terópodos no avianos, los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente, con la excepción de algunos maniraptores (*e.g.*, oviraptóridos) que tienen procesos cortos que se proyectan lateralmente (Osmólska *et al.*, 2004 y referencias), siendo esta una condición derivada dentro de los Theropoda.

El basicráneo es generalmente alto, excepto en las formas más basales del Triásico y Jurásico como los coelophysoideos *Coelophysis*, *Syntarsus* (Raath, 1977; Tykosky, 1998) y *Zupaysaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2015) del noroeste de Argentina. En estos, el neurocráneo es transversalmente comprimido y la neumaticidad del basicráneo es alta, con los recesos basisesfenoidal, subselar y timpánico lateral bien desarrollados. En estas formas tempranas, el proceso paraoccipital es delgado, sólido y postero-lateralmente proyectado, de manera que el borde ventral del proceso queda por encima del nivel del cóndilo occipital. Este es un carácter primitivo entre los terópodos (Rauhut, 2003), presente también en los prosaurópodos (Fig. 10.1). En consecuencia, tanto la *fenestra ovalis* como el foramen metótico son total o parcialmente visibles en vista lateral del neurocráneo.

El ángulo occipitofrontal está formado entre el techo del cráneo y la tabla occipital. En algunos terópodos este ángulo es obtuso, como en *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005), *Sinraptor* (IVPP 10600) y carcharodontosáuridos, mientras que en la mayoría de los terópodos estudiados es agudo, como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR 076), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), abelisáuridos, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Troodon* (Paulina Carabajal, 2009).

El neurocráneo de los terópodos presenta cierto grado de neumaticidad que, excepto en celurosaurios, depende casi exclusivamente del desarrollo de recesos neumáticos

que afectan el basicráneo, particularmente el basiesfenoides. El grado de neumaticidad es variable, desde muy bajo (*e.g.*, *Herrerasaurus*), bajo (*e.g.*, Carcarodontosaurios), medio-alto (*e.g.*, Coelophysoideos, numerosos allosauroideos) a extremadamente alto, como por ejemplo en tiranosáuridos, oviraptóridos y troodóntidos. En estos últimos la neumaticidad afecta, además del basicráneo, a los procesos paraoccipitales y al supraoccipital (*e.g.*, Witmer y Ridgely, 2009). La presencia simultánea de todas las cavidades neumáticas identificadas por Witmer (1997) no se da en ningún terópodo, existiendo una amplia gama de combinaciones entre la presencia/ausencia y grado de desarrollo de las mismas. Teniendo en cuenta que la aneumaticidad del neurocráneo se consideraba un carácter primitivo para los Theropoda (ver por ejemplo los análisis filogenéticos de Currie y Carpenter, 2000; Allain, 2002; Coria y Currie, 2006), fue notable el hallazgo de amplios recesos basiesfenoidal y subselar en formas tempranas del Jurásico (Raath, 1977) y más recientemente en la forma triásica *Zupaysaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2015). En los terópodos basales los recesos neumáticos se desarrollan principalmente en el basicráneo. En los coelurosaurios, en cambio, los recesos afectan ampliamente no solo el basicráneo sino también los procesos paraoccipitales y el supraoccipital mediante el receso timpánico caudal, como en tiranosáuridos y maniraptores (Currie, 1997; Holtz, 2004; Witmer y Ridgely, 2009). Elementos etmoidales osificados son característicos de ceratosaurios, algunos allosauroideos (*Sinraptor* y carcarodontosáuridos) y tiranosaurios, mientras que la calcificación del septo interorbitario parece ser una característica propia de los ceratosaurios (Madsen y Welles, 2000) y los carcarodontosáuridos (Fig. 13).

Sauropoda

La morfología neurocraneana de numerosos saurópodos es conocida (ver Upchurch *et al.*, 2004 y referencias). Particularmente en Argentina, se describió en detalle la neuroanatomía del dicraeosáurido *Amargasaurus* (Powell, 2003; Paulina Carabajal *et al.*, 2014), el rebaquisáurido *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Paulina Carabajal y Calvo, 2015) y numerosos titanosaurios incluyendo *Antarctosaurus*, *Bonatitan*, *Narambuenatitan*, *Saltasaurus* y varios neurocráneos aislados (*e.g.*, Huene, 1929; Powell, 2003; Calvo y Kellner, 2006; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; García *et al.*, 2008; Paulina Carabajal *et al.*, 2008; Paulina Carabajal, 2012).

En los saurópodos el neurocráneo es más ancho que largo y esto se ve reflejado en la forma de los frontales y parietales, que son más anchos transversalmente, siendo este caracter una sinapomorfía de Eusauropoda (Gauthier, 1986). Las fosas supratemporales están ampliamente separadas en el techo craneano y el margen caudal del frontal no forma parte del margen de la fosa supratemporal en neosauropodos y *Omeisaurus* (Wilson y Sereno, 1998). Lateralmente el frontal forma todo el margen orbitario dorsal. En algunos saurópodos, como diplodocoideos y dicraeosáuridos, se observan en el techo craneano una o dos aperturas denominadas apertura parietal (=fenestra frontoparietal) y postparietal respectivamente (*e.g.*, Janensch, 1935–1936; Balanoff *et al.*, 2010; Knoll *et al.*, 2012), las cuales están ausentes en los titanosáuridos (Fig. 5.3, 5.5). El neurocráneo de los saurópodos es prácticamente aneumático (*e.g.*, *Diplodocus*, Fig. 9.4) pudiéndose observar en el basicráneo un receso basiesfenoidal reducido a un foramen como en *Camarasaurus* (Fig. 9.3) o un profundo receso basiesfenoidal como en *Apatosaurus* (YPM 1860; "*craniopharingeal foramen*" en Balanoff *et al.*, 2010; Fig. 9.5). En la mayoría de los saurópodos, los procesos paraoccipitales son estructuras tabulares que se extienden lateralmente, mientras que el extremo distal se proyecta marcadamente hacia abajo. Próximo a la base del proceso paraoccipital, su borde ventral se divide en dos rebordes, en algunos casos formando crestas. La más caudal, denominada *crista tuberalis* por numerosos autores, es un reborde corto y se extiende ventralmente contactando el basioccipital. En los saurópodos, la *crista tuberalis* se desarrolla por detrás del foramen metótico (Fig.10; ver definición de la estructura en reptiles actuales realizada por Säve-Söderbergh, 1947). La cresta rostral más prominente es la *crista prootica*, que en algunos casos (*e.g.*, *Camarasaurus* y *Diplodocus*) desarrolla una estructura alar similar al *preotic pendat* en algunos terópodos (Fig. 9.2, 9.4). Las aberturas de los NC IX-XI y la *fenestra ovalis* abren entre estas dos crestas (Figs. 5.1, 9.2). El foramen del NC V es de tamaño similar al foramen metótico y la rama oftálmica no suele estar separada. En *Apatosaurus agax* (YPM 1860) hay un único foramen interno para todas las ramas del trigémino mientras que el foramen externo está parcialmente subdi-

vidido por un septo óseo incompleto, que probablemente era completo y cartilaginoso en vida del animal, separando la rama oftálmica rostralmente (Fig. 9.6). En el basicráneo, el basioccipital y el basiesfenoides forman el piso de la cavidad endocraneana que es plano y cuadrangular (Fig. 15). El basicráneo es en general bajo. Los tubérculos basales son cortos y redondeados, mientras que los procesos basipterigoideos son largos y en forma de dedo, pudiendo ser extremadamente largos en dicraeosáuridos (Fig. 5.4) donde característicamente estos procesos se proyectan anteroventralmente en un ángulo de 20° (Salgado y Calvo, 1992; Upchurch, 1998). La distancia anteroposterior entre tubérculos basales y procesos basipterigoideos es nula en titanosaurios (Fig. 5.1), mientras que esta distancia es significativa en diplodocoideos (Fig. 9.3–4).

El piso de la cavidad endocraneana es generalmente plano y el *dorsum sellae* está proyectado dorsalmente. Al menos en los titanosaurios, el borde dorsal está formado por sendas proyecciones mediales del lateroesfenoides (*e.g.*, Paulina Carabajal, 2012). El receso flocular está ausente en todos los saurópodos, con la excepción de los rebaquisáuridos *Nigersaurus* (Sereno *et al.*, 2007) y MMCH-PV 63 (Paulina Carabajal *et al.*, 2013), del dicraeosáurido *Dicraoesaurus* (Janensch, 1935–1936: pl. XIII, 7) y del titanosauriforme *Giraffatitan* ("*Brachiosaurus*" en Janensch, 1935–1936: pl. XIII, 1a; Knoll y Schwarz-Wings, 2009). En todos los grupos de saurópodos estudiados mediante basicráneos fracturados o moldes endocraneanos artificiales, las carótidas internas ingresan a la fosa pituitaria a través de forámenes separados (*e.g.*, Janensch, 1935–1936; Hopson, 1979; Knoll *et al.*, 2012; Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2014). El foramen externo de las carótidas se ubica sobre la cara lateral del basiesfenoides, en la base del proceso basipterigoideo, en todas las formas excepto en titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012) y en el diplodocoideo *Apatosaurus* (YPM 1860), cuyo foramen carotideo abre medialmente al proceso basipterigoideo y, por lo tanto, no se observa en vista lateral del neurocráneo.

Prosauropoda

Los prosaurópodos son sauropodomorfos de tamaño medio a grande del Triásico y Jurásico de todos los continentes (Galton y Upchurch, 2004 y referencias allí citadas). La morfología del neurocráneo ha sido descrita en detalle para varios taxones incluyendo *Plateosaurus* del Jurásico de Europa (*e.g.*, Galton, 1984, 1985) y *Adeoppaposaurus* (Martínez, 2009) del Jurásico Inferior de Argentina (Fig. 8).

El neurocráneo es más largo que ancho y el basicráneo es sumamente bajo (Fig. 8.3). La región anterior del neurocráneo no se preserva en la mayoría de los especímenes y el orbitoesfenoides se conoce solo en *Massospondylus* y *Plateosaurus* (Galton y Upchurch, 2004). En el occiput, el supraoccipital está levemente inclinado. El proceso paraoccipital es sólido y está lateralmente proyectado y formado solo por el opistótico, como se observa en *Adeoppaposaurus* (PVSJ 610; Fig. 8.1). La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita es variable, aunque es generalmente amplia. El frontal está excluido de la fosa supratemporal en todos los saurópodos excepto en *Plateosaurus* y *Sellosaurus* (Galton y Upchurch, 2004). La sutura interparietal es reconocible en la mayoría de los casos (Fig. 8.2).

En el basicráneo el tubérculo basal es corto y poco marcado y el proceso basipterigoideo es relativamente más largo y divergente de la línea media. El proceso cultriforme tiene forma de varilla y se proyecta horizontalmente. El *preotic pendant* no conforma una estructura en forma de cresta sino que está pobremente desarrollado como una pequeña protuberancia triangular. El foramen de la carótida interna se observa en vista lateral (Fig. 8.3). No hay recesos neumáticos bien desarrollados, excepto por la presencia de una depresión medial en la cara ventral del basicráneo, remanente del sistema de Eustaquio medio.

En el piso de la cavidad endocraneana puede haber un foramen basilar (*e.g.*, *Plateosaurus*, MB.R. 4396) y una eminencia medular (*e.g.*, *Plateosaurus*, Huene, 1908; *Adeoppaposaurus*, PVSJ-568; Fig. 8.4), mientras que en *Plateosaurus* (SMNS F.65) un receso flocular pequeño pero bien marcado abre sobre la cara anterior de la eminencia vestibular.

DISCUSIÓN

Relativamente pocos caracteres neurocraneanos son utilizados en las diagnosis de dinosaurios, si bien es una tendencia que va en aumento sobre todo gracias al uso de nuevas tecnologías, como las tomografías computadas. En el caso particular de los terópodos, los análisis filogenéticos de caracteres neurocraneanos muestran además que

Tabla 1 - Principales diferencias neuroanatómicas entre los dos clados de Saurischia.

THEROPODA	*SAUROPODA*
Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente alongada.	*Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente acortada (Wilson y Sereno, 1998).*
Fosas supratemporales visibles en vista dorsal (excepto en carcarodontosáuridos).	*Fosa supratemporal ampliamente expuesta lateralmente (Wilson y Sereno, 1998).*
Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado anteroposteriormente u oblicuamente pero no transversalmente.	*Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado transversalmente (excepto en* Shunosaurus*) (Wilson y Sereno, 1998).*
Frontal participa de la formación de la fosa supratemporal.	*Frontal excluido de la formación de la fosa supratemporal (*Omeisaurus + *Neosauropoda) (Wilson y Sereno, 1998).*
El proceso paraoccipital se proyecta posterolateralmente y no transversalmente (excepto en ornitomímidos y oviraptóridos).	*Región occipital plana con procesos paraoccipitales transversales. Presencia de un contacto basiesfenoides-cuadrado (Wilson, 2002).*
Sutura interfrontal puede ser visible en adultos.	*Fusión de los frontales en el adulto (Wilson, 2002).*
Frontal más largo que ancho.	*Frontal más ancho que largo (Wilson, 2002).*
Ausencia de foramen postparietal.	*Presencia de un foramen postparietal (Wilson, 2002).*
El ancho transversal de la barra sagital separando las fosas supratemporales nunca es mayor que el largo del parietal.	*Barra sagital separando las fosas supratemporales más desarrollada transversalmente que anteroposteriormente (Wilson, 2002).*
Desarrollo dorsal del supraoccipital supera la altura del foramen magno.	*Desarrollo dorsal del supraoccipital no supera la altura del foramen magno (Wilson, 2002).*
Caja basicraneana elongada anteroposteriormente (excepto en espinosáuridos).	*Caja basicraneana corta anteroposteriormente (extremadamente corta en titanosáuridos).*
Procesos basipterigoideos cortos y divergentes (paralelos en algunos casos).	*Procesos basipterigoideos largos y paralelos (Wilson, 2002).*
Procesos basipterigoideos forman un ángulo mayor a 45° con el techo craneano.	*Procesos basipterigoideos que forman un ángulo de aproximadamente 45° con el techo del cráneo (Wilson, 2002).*
Presencia de un receso flocular bien desarrollado.	*Ausencia de receso flocular.*[1]
Piso de la fosa medular convexo.	*Piso de la fosa medular plano.*
Dorsum sellae *bajo, formado solo por el basiesfenoides (excepto en algunos Coelophysoidea).*	Dorsum sellae *alto, formado por basiesfenoides y lateroesfenoides (este emite una proyección medial que toca su contraparte sobre la línea media).*
Ausencia de "pilares" en las paredes internas del neurocráneo, que son delgadas y no presentan un surco entre el proótico y el lateroesfenoides.	*El lateroesfenoides puede desarrollar medialmente un refuerzo ("pilar") de la pared del neurocráneo, marcadamente separado del proótico.*
Cavidad endocraneana axialmente alongada y transversalmente comprimida.	*Cavidad endocraneana globosa, baja y transversalmente ancha.*
Lateroesfenoides con procesos postorbitales transversos (Chatterjee, 1993).	*Lateroesfenoides con procesos postorbitales (= crista antótica) proyectados posterolateralmente.*
Desarrollo de recesos neumáticos timpánicos.	*Ausencia de recesos neumáticos timpánicos.*
La carótida interna penetra la fosa pituitaria a través de un único foramen o dos forámenes.	*La carótida interna penetra la fosa pituitaria a través de forámenes separados.*
Foramen metótico pequeño y circular, visible en vista posterior del neurocráneo, separado del receso columelar por la crista tuberalis *(excepto coelofisoideos y espinosáuridos).*	*Foramen metótico grande y en forma de ojo. Abre sobre la cara lateral del neurocráneo, en cercanías de la* fenestra ovalis.
Rama oftálmica (V_1) puede estar separada.	*Rama oftálmica raramente separada.*
*La denominada "*crista tuberalis*" generalmente bien desarrollada por delante del foramen metótico, separando las caras lateral y posterior del neurocráneo.**	*La denominada "*crista tuberalis*" desarrollada posteriormente al foramen metótico.**
Cavidad del tracto olfatorio larga.	*Cavidad del tracto olfatorio corta, casi inexistente.*
Fosa pituitaria longitudinalmente corta, globosa y proyectada ventralmente.	*Fosa pituitaria larga, tubular y proyectada posteroventralmente.*

[1]*con la excepción de* Spinophorosaurus *(Knoll* et al.*, 2012),* Nigersaurus *(Sereno* et al.*, 2007), rebaquisaurido indet. MMCH-PV 63 (Paulina Carabajal* et al.*, 2013) y* Dicraeosaurus *(Janensch, 1935-36).*
**ver Säve-Söderbergh (1947), definición* crista tuberalis/crista interfenestralis *en reptiles actuales.*

esta parte del cráneo no es tan conservadora como se creía (Rauhut, 2007; Paulina Carabajal, 2009). En la mayoría de los casos, el neurocráneo exhibe un mosaico de caracteres primitivos y derivados; cuando estos caracteres se analizan en forma aislada (*e.g.*, número de forámenes para en NC XII, separación de la rama oftálmica del Nervio Trigémino, o forma del proceso basipterigoideo) no son realmente informativos ya que no son propios de ningún taxón en particular. Sin embargo, distintos grupos de dinosaurios presentan caracteres neurocranenos particulares, de manera que el conjunto de determinadas características puede ser representativo a nivel familiar e incluso genérico. Más aún, es posible identificar un fragmento aislado de neurocráneo siempre y cuando se cuente con un conjunto mínimo de caracteres. En la mayoría de los casos, esto es posible si se cuenta, por ejemplo, con un techo craneano (parietal y/o frontal), una pared lateral (proótico/lateroesfenoides) o simplemente el basicráneo (basioccipital/basiesfenoides).

Los caracteres neurocraneanos propios del clado Sauropoda (algunos de ellos sinapomorfías; ver Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002) pueden verse junto con la situación antagónica para los Theropoda en la Tabla 1, sumando un total de 26 diferencias entre ambos grupos (Paulina Carabajal, 2009 y referencias allí citadas).

Finalmente, una serie de las características que muestran mayor variación y se deben considerar al afrontar el estudio de un neurocráneo son listadas a continuación.

Características que se observan en el techo craneano. Presencia/ausencia de ornamentación; orientación de la sutura frontoparietal (*e.g.*, transversal, en forma de V, frontales y parietales fusionados; modificado de Currie, 2003), engrosamiento de la sutura frontoparietal, grado de fusión de los parietales (Norell *et al*., 2001), forma de la cresta nucal (*e.g.*, transversal o en forma de V en vista dorsal; altura sobre el nivel del techo craneano, modificado de Coria y Currie, 2002a), presencia de un proceso dorsomedial y/o proceso posteromedial del parietal sobre el supraoccipital, largo del parietal con respecto al frontal, forma (triangular, cuadrangular) y longitud del frontal en relación a su ancho transversal, grado de participación del frontal en la bóveda orbitaria y en el margen orbitario, forma de la sutura fronto-nasal, profundidad de la fosa cerebral en la cara ventral del frontal, orientación de la fosa supratemporal, forma y orientación del margen anterior de la fosa supratemporal, longitud del frontal afectada por la fosa supratemporal, forma y desarrollo del proceso postorbital del frontal.

Caracteres que se observan en las paredes del neurocráneo. Forma, profundidad y orientación del proceso paraoccipital, desarrollo de la *crista tuberalis*, forma, desarrollo y orientación del proceso postorbital del lateroesfenoides, participación del lateroesfenoides en la formación del foramen del NC V, desarrollo del *preotic pendant/ crista prootica*, presencia de septo interorbitario calcificado, altura y grado de participación del supraoccipital en margen dorsal del foramen magno, forma y desarrollo relativo de la prominencia supraoccipital, forma, tamaño y ubicación relativa de los forámenes craneanosdel I-VII y forámenes vasculares (*e.g.*, vena orbitocerebral, vena cerebral medial anterior).

Caracteres que se observan en el basicráneo. Presencia y desarrollo de recesos neumáticos, profundidad (desarrollo dorsoventral) del basioccipital, ubicación de la carótida interna y su relación con el receso timpánico lateral, forma del cóndilo occipital; ángulo occipitofrontal, forma y desarrollo del tubérculo basal, forma y orientación de los procesos basipterigoideos, distancia entre proceso basipterigoideo y tubérculo basal y forma de la caja basicraneana, forma y orientación del proceso cultriforme.

Caracteres que se observan en el endocráneo. Endocranealmente se pueden observar impresiones de los hemisferios cerebrales, tracto y bulbos olfatorios en la cara ventral del frontal, impresiones de elementos vasculares (incluido el foramen para la arteria basilar), presencia de eminencia medular, desarrollo y composición del *dorsum sellae*, presencia y desarrollo del receso flocular, forma y desarrollo de la fosa pituitaria, ingreso de los NC VI y las arterias carótidas a la fosa pituitaria; aspectos del oído interno cuando la eminencia vestibular está rota (laberinto y lagena).

CONCLUSIONES

Las características neurocraneanas que diferencian a los terópodos de los saurópodos son numerosas (sumando más de 20), observándose una mayor variabilidad de la morfología neurocraneana entre los primeros. En general los caracteres neurocraneanos y endocraneanos de dinosaurios pueden ser diagnósticos a nivel de familia o incluso inferior en los grupos mejor estudiados (*e.g.*, abelisáuridos, tirano-

sáuridos). Sin embargo, el neurocráneo está conformado por un mosaico de caracteres tanto conservadores como derivados, por lo que un cierto número de características son necesarias para identificar fragmentos de neurocráneo (*e.g.*, techo craneano, paredes laterales, o basicráneo). El potencial taxonómico y filogenético de los caracteres neurocraneanos está siendo testeado con resultados positivos; con este trabajo se espera incentivar tanto nuevas descripciones, como la inclusión de los caracteres neurocraneanos en los análisis filogenéticos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es parte de mi Tesis Doctoral dirigida por la Dra. Z. Gasparini, a quien le dedico este trabajo y este homenaje. Agradezco a todos los curadores que me permitieron estudiar material bajo su cuidado: C. Muñoz (MPCA), J. Canale (MMCH), L. Filippi (MAU), A. Kramarz (MACN), J. Powell (PVL), O. Alcober y R. Martínez (PVSJ), J. Calvo (CePALB), E. Ruigómez (MEF), A. Garrido (MCF), J. Gardner y B. Strilisky (TMP), D. Evans (ROM), P. J. Currie (Universidad de Alberta), D. Brinkman (YPM), M. Carrano (USNM), L. Chiappe (LACM), A. Milner (NHM), R. Allain (MNHN), D. Schwarz-Wings (MB.R), R. Schoch (SMNS), T. Kimura y Y. Takakuwa (GMNH) y M. Manabe (NSMPV). También quiero agradecer profundamente a mi Co-director de Tesis, P. J. Currie y a su esposa E. Koppelhus (Universidad de Alberta) por su constante apoyo a lo largo de mi carrera. J. Canale (MMCH) gentilmente compartió fotos del neurocráneo de *Allosaurus* y *C. saharicus*. Finalmente, agradezco enormemente a los revisores F. Knoll (Universidad de Manchester) y R. García (Universidad Nacional de Río Negro) cuyos comentarios y sugerencias mejoraron este manuscrito. Financiamiento parcial para este estudio fue otorgado por el Dinosaur Research Institute (a P. J. Currie), The Jurassic Foundation y PICT 2012/1425 (a A.P.C).

LISTA DE REFERENCIAS

Allain, R. 2002. Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 548–563.

Ali, F., Zelenitsky, D., Therrien, F. y Weishampel, D.B. 2008. Homology of the "ethmoid complex" of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory apparatus of non-avian theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 123–133.

Bakker, R., Williams, M. y Currie, P.J. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. *Hunteria* 1: 1–30.

Balanoff, A.M., Bever, G.S. e Ikejiri, T. 2010. The braincase of *Apatosaurus* (Dinosauria, sauropoda) based on Computed Tomography of a new specimen with comments on variations and evolution in sauropod neuroanatomy. *American Novitates* 3677: 1–29.

Baumel, J. y Witmer, L. 1993. Osteology. En: J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans, y J.C. Vanden (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cornell, p. 45–132.

Bever, G.S., Brusatte, S.L., Carr, T.D., Xu, X., Balanoff, A.M. y Norell, M.A. 2013. The braincase anatomy of the Late Cretaceous dinosaur *Alioramus* (Theropoda: Tyrannosauroidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 376: 1–72.

Bonaparte, J.F., Novas, F. y Coria, R. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Natural History Museum Contributions to Science* 416: 1–42.

Breazile, J. 1979. Systema nervosum centrale. En: J. Baumel, A. King, A. Lucas, J. Breazile y H. Evans (Eds.), *NOMINA ANATOMICA AVIUM, an annoted anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, p. 417–472.

Brochu, C. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus Rex*: Insights from a nearly complete Skeleton and High-Resolution Computed Tomographic Analysis of the Skull. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 7: 1–138.

Brusatte, S.L. y Sereno, P.L. 2007. A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 902–916.

Brusatte, S.L., Chure, D.J., Benson, R.B.J. y Xu, X. 2010. The osteology of *Shaochilong maortuensis*, a carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Asia. *Zootaxa* 2334: 1–46.

Burnham, D.A. 2004. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. En: P.J. Currie, E. Koppelhus, M.A. Shugar y J. Wright (Eds.), *The feathered dragons*. Indiana University Press, Bloomington, p. 67–111.

Calvo, J.O. y Kellner, A.W. 2006. Description of a sauropod dinosaur braincase (Titanosauridae) from the Late Cretaceous Rio Colorado Subgroup, Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 78: 175–182.

Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13–33.

Carrano, M.T. y Sampson, S.D. 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 183–236.

Cau, A., Dalla Vechia, F.M. y Fabbri, M. 2012. Evidence of a new carcharodontosaurid from the Upper Cretaceous of Morocco. *Acta Paleontologica Polonica* 57: 661–665.

Charig, A. y Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin Natural History Museum London (Geol)* 53: 11–70.

Chatterjee, S. 1993. *Shuvosaurus*, a New Theropod. *National Geographic Research & Exploration* 9: 274–285.

Chure, D.J. y Madsen, J.H. Jr. 1998. An unusual braincase (?*Stokesosaurus clevelandi*) from the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry, Utah (Morrison Formation, Late Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 115–125.

Coria, R.A. y Currie, P.J. 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 802–811.

Coria, R.A. y Currie, P.J. 2002b. Un gran terópodo celurosaurio en el Cretácico de Neuquén. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 39: 9R.

Coria, R.A. y Currie, P.J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71–118.

Currie, P.J. 1985. Cranial anatomy of *Stenonychosaurus inequalis* (Saurischia, Theropoda) and its bearing on the origin of birds.

Canadian Journal of Earth Sciences 22: 1643–1658.

Currie, P.J. 1987. Theropods of the Judith River Formation of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short papers*: 52–60.

Currie, P.J. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 576–591.

Currie, P.J. 1997. Braincase anatomy. En: P.J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York, p. 81–83.

Currie, P.J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica* 48: 191–226.

Currie, P.J. y Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* 22: 207–246.

Currie, P.J. y Zhao, X.L. 1993a. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People´s Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037–2081.

Currie, P.J. y Zhao, X.L. 1993b. A new Troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Formation. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2231–2247.

de Beer, G. 1971. *The development of the vertebrate skull*. Oxford at the calendar Press, Oxford, 554 p.

Dufeau, D.L. 2011. [*The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: Patterns of paratympanic sinus development*. Tesis Doctoral, Faculty of the College of Arts and Sciences of Ohio University, 175 p. Inédita.].

Elzanowski, A. y Galton, P.M. 1991. Braincase of *Enaliornis*, and early Cretaceous bird from England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 90–107.

Evans, D.C. 2005. New evidence on brain-endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 617–622.

Filippi, L.S. y Garrido, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45: 575–590.

Franzosa, J.W. y Rowe, T. 2005. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 859–864.

Galton, P.M. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Würt with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* 18: 139–171.

Galton, P.M. 1985. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* 19: 119–159.

Galton, P.M. y Knoll, F. 2006. A saurischian dinosaur braincase from the Middle Jurassic (Bathonian) near Oxford, England: from the theropod *Megalosaurus* or the sauropod *Cetiosaurus*? *Geological Magazine* 43: 905–921.

Galton, P. y Upchurch, P.2004. Prosauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 232–258.

García, R., Paulina Carabajal, A. y Salgado, L. 2008. Un nuevo basicráneo de titanosaurio de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Geobios* 41: 625–633.

García, R., Salgado, L., Fernández, M.S., Cerda, I.A., Paulina Carabajal, A., Otero, A., Coria, R. y Fiorelli, L. 2015. Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American record. *Ameghiniana* 52: 29–68.

Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R.A. 2007. *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, Indianápolis, 374 p.

Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: K. Padian (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. Memoirs of the California Academy of Sciences, Number 8, California Academy of Sciences, San Francisco, p. 1–55.

Gavrilov, K. 1959. Esqueleto. En: *Curso de anatomía y fisiología comparadas*, Universidad Nacional de Tucumán, Escuela Nacional de Ciencias Naturales, Tucumán, p. 223–302.

Goodrich, E. 1958. *Studies on the structure and development of vertebrates*. Dover Publications, New York, 906 p.

Gow, C.E. 1990. Morphology and growth of the *Massospondylus* braincase (Dinosauria, Prosauropoda). *Palaeontologica Africana* 27: 59–75.

Gower, D.J. y Sennikov, A.G. 1996. Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. *Palaeontology* 39: 883–906.

Gower, D.J. y Weber, E. 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodilians. *Biological Reviews* 73: 367–411.

Harris, J.D. 2006. Cranial osteology of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 88–102.

Holtz, T.R.1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology* 68: 1100–1117.

Holtz, T.R. 2004. Tyrannosauroidea. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 111–136.

Holliday, C.M. y Witmer, L.C. 2004. Anatomical domains within the heads of archosaurs and their relevance for functional interpretation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, *Supplement* 3: 71A.

Hopson, J.A. 1979. Paleoneurology. En: C. Gans (Ed.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New Yok, p. 39–146.

Huene, F. von.1907-8. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkomnisse. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, Supplement* 1: 1–419.

Huene, F. von. 1914. Nachträge zur meinen früheren Beschreibungen triassischer Saurischia. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen* 13: 67–82.

Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo argentino. *Anales del Museo de La Plata* 3: 1–196.

Janensch, W. 1935–1936. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica Supplement* 7: 147–298.

Kardong, K.V. 1999. *Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución*. McGraw-Hill Interamericana, Boston, 816 p.

Knoll, F. y Schwarz-Wings, D. 2009. Paleoneuroanatomy of *Brachiosaurus*. *Annales de Paléontologie* 95: 165–175.

Knoll, F., Buffetaut, E. y Bulow, M. 1999. A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France): osteology and paleoneurology. *Bulletin de la Société Géologique*

de France 170: 103–109.

Knoll, F., Galton, P.M. y López-Antoñanzas, R. 2006. Paleoneurological evidence against a proboscis in the sauropod dinosaur Diplodocus. *Geobios* 39: 215–221.

Knoll, F., Witmer, L.M., Ortega, F., Ridgely, R.C. y Schwarz-Wings, D. 2012. The braincase of the basal sauropod dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D reconstructions of the cranial endocast and inner ear. *PLoS ONE.* Doi:10.1371/journal.pone.0030060.

Kurzanov, S.M. 1976. [Braincase structure in the carnosaur *Itemirus* n.gen.and some aspects of the cranial anatomy of dinosaurs]. *Paleontologicheskii Zhurnal* 3: 127–137. [en ruso].

Kurzanov, S.M. 1985. [The skull structure of the dinosaur *Avimimus*]. *Paleontologicheskii Zhurnal* 4: 81–89. [en ruso].

Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Altangerel, P., Zanno, L.E. y Witmer, L.M. 2012. The endocranial anatomy of Therizinosauria and its implications for sensory and cognitive function. *PLoS ONE*. Doi:10.1371/journal.pone.0052289.

Madsen, J. Jr. y Welles, S. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. *Utah Department of Natural Resources, Miscellaneous publication* 2: 1–80.

Makovicky, P.J. y Norell, M.A. 1998. A partial ornithomimid braincase from Ukhaa tolgod (Upper Cretaceous, Mongolia). *American Museum Novitates* 3247: 1–16.

Makovicky, P.J. y Norell, M.A. 2004. Troodontidae. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 184–195.

Makovicky, P.J., Norell, M.A., Clark, J.M. y Rowe, T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates* 3402: 1–32.

Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha) with comments on adaptation of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142–164.

Norell, M.A., Clark, J.M. y Makovicky, P.J. 2001. Phylogenetic relationships among coelurosarian theropods. En: J. Gauthier y L.F. Gall (Eds.), *New perspectives on the origin and Early Evolution of Birds.* Yale University Press, New Heaven, p. 49–67.

Norell, M.A., Makovicky, P.J. y Clark, J. M. 2004. The braincase of *Velociraptor*. En: P.J. Currie, E. Koppelhus, M.A. Shugar y J. Wright (Eds.), *The feathered dragons*. Indiana University Press, Bloomington, p. 133–143.

Novas, F.E. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington, 480 p.

Osborn, H.F. 1912. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus. Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 1–30.

Osmólska, H., Currie, P.J. y Barsbold, R. 2004. Oviraptorosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 165–183.

Osmólska, H., Roniewicz, E. y Barsbold, R. 1972. A new dinosaur *Gallimimus bullatus*, n. gen. n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27: 103–143.

Paulina Carabajal, A. 2009. [*El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina. Osteología y sus implicancias filogenéticas*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 540 p. Inédita.].

Paulina Carabajal, A. 2011a. The braincase anatomy of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 378–386.

Paulina Carabajal, A. 2011b. Braincases of abelisaurid theropods from the upper Cretaceous of north Patagonia. *Palaeontology* 54: 793–806.

Paulina Carabajal, A. 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. *The Anatomical Record* 295: 2141–2156.

Paulina Carabajal, A. y Calvo, J.O. 2015. Nueva información sobre la neuroanatomía del saurópodo *Limaysaurus* basada en Tomografías computadas. *5º Congreso Latinoamericano de Palentología de Vertebrados* (Colonia del Sacramento), *Actas*: 30.

Paulina Carabajal, A. y Canale, J.I. 2010. Cranial endocast of the carcharodontosaurid theropod *Giganotosaurus carolinii*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 258: 249–256.

Paulina Carabajal, A. y Coria, R. 2015. An unusual theropod frontal from North Patagonia. *Alcheringa*. Doi:10.1080/03115518.2015.1042275

Paulina Carabajal, A. y Currie, P.J. 2012. New information on the braincase and endocast of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea): Ethmoidal region, endocranial anatomy and pneumaticity. *Vertebrata PalAsiatica* 50: 85–101.

Paulina Carabajal, A. y Salgado L. 2007. El basicráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44: 109–120.

Paulina Carabajal, A., Carballido J. y Currie, P.J. 2014. Braincase, neuroanatomy and neck posture of *Amargasaurus cazaui* (Sauropoda: Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 870–882.

Paulina Carabajal, A., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2008. An incomplete Late Cretaceous braincase (Sauropoda: Titanosauria): New insights about the dinosaurian inner ear and endocranium. *Cretaceous Research* 29: 643–648.

Paulina Carabajal, A., Ezcurra, M.D. y Novas, F.E. 2015. New information on the braincase and endocranial morphology of the late Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* using CT scans. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 52: R32.

Paulina Carabajal, A., Haluza, A. y Canale, J.I. 2013. New rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) skull remains from Candeleros Formation (Cenomanian), Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: R27.

Powell, J.E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1–173.

Raath, M.A. 1977. [*The anatomy of the Triassic theropod* Syntarsus rhodesiensis *(Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology*. Tesis Doctoral, Rhodes University, Grahamstown, Sud Africa, 233 p. Inédita.].

Raath, M.A. 1985. The theropod *Syntarsus* and its bearing on the origin of birds. En: M. K. Hetch, J. H. Ostrom, G. Viohl y P. Wellnhofer (Eds.), *The beginnings of birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstatt, p. 219–227.

Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Paleontology* 69: 1–213.

Rauhut, O.W.M. 2004. Braincase structure of the Middle Jurassic theropod dinosaur *Piatnitzkysaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 1109–1122.

Rauhut, O.W.M. 2007. The mith of the conservative character: braincase characters in theropod phylogenies. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften* 23: 51–54.

Rogers, S.W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: Computed Tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. *Neuron* 21: 673–679.

Romer, A.S. 1968. *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology.*

University of Chicago Press, Chicago, 304 p.

Romer, A.S. 1970. *The vertebrate body*. W. B Saunders Company, Philadelphia, 601 p.

Romer, A.S. 1975. *Osteology of the reptiles*. The University of Chicago press, Chicago, 772 p.

Russell, D.A. 1970. *Tyrannosaurus* from the Late Cretaceous of Western Canada. *National Museum of Natural Science Publications in Palaeontology* 1: 1–34.

Säve-Söderbergh, G. 1947. Notes on the brain-case in *Sphenodon* and certain Lacertilia. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* 25: 489–516.

Salgado, L. y Calvo, J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado & Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29: 337–346.

Sampson, S.D. y Witmer, L.M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 8, *Supplement* 2: 32–102.

Sanders, K.R. y Smith D.K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 601–616.

Sedlmayr, J.C. 2002. [*Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria*. Tesis Doctoral, Ohio University, USA, 398 p. Inédita.].

Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O. y Rowe, T. A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS ONE*. Doi:10.1371/journal.pone.0001230.

Snively, E. y Russell, A.P. 2007. Functional variation of neck muscles and their relation to feeding style in Tyrannosauridae and other large theropod dinosaurs. *The Anatomical Record* 290: 934–957.

Sues, H.-D., Averianov, A., Ridgely, R.C. y Witmer, L.M. 2015. Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Turonian) Bissekty Formation of Uzbekistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Doi:10.1080/02724634.2014.889145

Sues, H-D., Frey, E., Martill, D.M. y Scott, D.M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 535–547.

Taquet, P. y Welles, S.P. 1977. Redescription du crane de dinosaure Theropode de dives (Normandie). *Annales de Paleontologie* (vertebres) 63: 191–206.

Thomas, D.A. 2015. The cranial anatomy of *Tenontosaurus tilletti* Ostrom, 1970 (Dinosauria, Ornithopoda). *Palaeontologia Electronica* 18.2.37A: 1–99.

Tidwell, V. y Carpenter, K. 2003. Braincase of an Early Cretaceous titanosauriform sauropod from Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 176–180.

Tykoski, R.S. 1998. [*The osteology of* Syntarsus kayentakatae *and its implications for ceratosaurud phylogeny*. Tesis de Maestría, University of Texas, Austin, 217 p. Inédita.].

Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43–103.

Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria.* University of California Press, Berkeley, p. 259–322.

Welles, S.P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda): Osteology and comparisons. *Palaeontographica Abteilung* A 185: 85–180.

Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217–276.

Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5, supplemet: 1–68.

Witmer, L.M. 1997. Craniofacial air sinus system. En: P.J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs.* Academic Press, New York, p. 151–159.

Witmer, L.M. y Ridgely, R.C. 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of *Tyrannosaurs* (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *The Anatomical Record* 292: 1266–1296.

Witmer, L.M., Chatterjee, S. Franzosa, J. y Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425: 950–953.

Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeau, D.L. y Semones, C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: H. Endo y R. Frey (Eds.), *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer, Tokyo, p. 67–87.

Xing, L., Paulina Carabajal, A., Currie, P.J., Xu, X., Dong, Z. y Burns, M. 2014. Braincase anatomy of the basal theropod *Sinosaurus,* from the lower Jurassic of China, studied using CT scans. *Acta Geologica Sinica* 88: 1653–1664.

Zheng, Z. 1996. [Cranial anatomy of *Shunosaurus* and *Camarasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) and the phylogeny of the Sauropoda. Tesis Doctoral, Graduate Faculty of Texas, Tech University, 208 p. Inédita.].

Recibido: 15 de junio de 2015

Aceptado: 14 de agosto de 2015

Anexo 1 - Lista de taxones de Saurischia con neurocráneo estudiados.

Taxón	*Edad y procedencia*	*Espécimen*	*Descripción*
Theropoda basales			
Abelisaurus comahuensis	*Cretácico Superior, Argentina*	*MPCA 11.098*	*cráneo*
Acrocanthosaurus *sp.*	*Cretácico, EE.UU.*	*(OMNH 10146)*	*neurocráneo*
Allosaurus fragilis	*Jurásico Superior, USA*	*UUVP 5961*	*neurocráneo**
		USNM 544100	*neurocráneo*
Aucasaurus garridoi	*Cretácico Superior, Argentina*	*MCF-PVPH 236*	*neurocráneo* [i]
Baryonyx walkeri	*Cretácico Inferior, Europa*	*BMNH R9951*	*neurocráneo*
Carcharodontosaurus saharicus	*Cretácico Superior, África*	*SGM-Din 1*	*neurocráneo**
Carnotaurus sastrei	*Cretácico Superior, Argentina*	*MACN-CH 894*	*cráneo*
Ceratosaurus nasicornis	*Jurásico Superior, EE.UU.*	*(MWC 1)*	*neurocráneo*
Ekrixinatosaurus novasi	*Cretácico Superior, Argentina*	*MUCPV 294*	*neurocráneo*
Eoabelisaurus	*Jurásico Medio, Argentina*	*MPEF PV 3990*	*cráneo*
Giganotosaurus	*Cretácico Superior, Argentina*	*MUCPV-CH 1*	*neurocráneo*
Herrerasaurus ischigualastensis	*Triásico Superior, Argentina*	*PVSJ 407*	*cráneo*
Ilokelesiaaguada grandensis	*Cretácico Superior, Argentina*	*MCF-PVPH 35*	*basioccipital*
Irritator challengeri	*Cretácico Inferior, Brasil*	*SMNS 58022*	*cráneo*
Majungasaurus crenatissimus	*Cretácico Superior, Madagascar*	*(FMNH-PR 2100)*	*neurocráneo*
Piatnitzkysaurus floresi	*Jurásico Medio, Argentina*	*PVL 4073*	*neurocráneo*
Piveteausaurus divensis	*Jurásico Medio, Francia*	*MNHN 1920-7*	*neurocráneo*
Dubreuillosaurus valesdunensis	*Jurásico Medio, Francia*	*MNHN 1998.13*	*neurocráneo*
Sinosaurus triassicus	*Jurásico Inferior, China*	*ZLJT01*	*neurocráneo*
Sinraptor dongi	*Jurásico Superior, China*	*IVPP 10600*	*neurocráneo*
Zupaysaurus rougieri	*Triásico Superior, Argentina*	*PULR 076*	*cráneo*
Coelurosauria			
Albertosaurus *sp.*	*Cretácico Superior, Canadá*	*TMP 81.10.1*	*neurocráneo*
		TMP 86.64.01	*neurocráneo*
		ROM 1247	*neurocráneo*
Daspletosaurus *sp.*	*Cretácico Superior, Canadá*	*TMP 85.62.1*	*cráneo*
		TMP 2001.36.01	*neurocráneo*
Dromaeosaurus		*(AMNH 5356)*	*neurocráneo*
Epichirostenotes curriei	*Cretácico Superior, Canadá*	*ROM 43250*	*neurocráneo*
Gorgosaurus libratus	*Cretácico Superior, Canadá*	*MOR 557*	*neurocráneo*
		TMP 94.12.602	*neurocráneo*
		(ICM2001.89.1)	*neurocráneo*
Ornithomimidae indet.	*Cretácico Superior, Canadá*	*UALVP 3992.6*	*neurocráneo*
Struthiomimus *sp.*	*Cretácico Superior, Canadá*	*TMP 90.26.01*	*cráneo*
Tarbosaurus baatar	*Cretácico Superior, Mongolia*	*PJC 2005.07*	*neurocráneo*
		PJC 2005.17	*neurocráneo*
		PJC 2000.9	*neurocráneo*

Anexo 1 - Continuación.

Taxón	Edad y procedencia	Espécimen	Descripción
Troodon *sp.*	*Cretácico Superior, Canadá*	*TMP 1.14.89*	*neurocráneo*
		TMP 93.137.1	*exoccipital der*
		TMP 86.36.457	*neurocráneo*
		TPM 79.08.01	*techo craneano*
		TMP 82.19.23	*neurocráneo*
		TMP 82.16.124	*techo craneano*
Tyrannosaurus rex	*Cretácico Superior, EE.UU.*	*LACM 150167*	*neurocráneo*
		TMP 81.09.01	*techo craneano*
		RSM 2523.8	*neurocráneo*
Velociraptor mongoliensis	*Cretácico Superior, Mongolia*	*GIN 100/25*	*cráneo*
Prosauropoda			
Adeoppaposaurus mognai	*Jurásico Inferior, Argentina*	*PVSJ 568*	*neurocráneo* [i]
		PVSJ 610	*cráneo*
Plateosaurus engelhardti	*Triásico, Europa*	*MB.R 1937*	*cráneo*
		MB.R 4396	*basicráneo*
Plateosaurus *sp.*	*Triásico, Europa*	*SMNS F.65*	*basicráneo*
Plateosaurus erlengergiensis	*Triásico, Europa*	*SMNS 6014*	*basicráneo*
Sauropoda			
Amargasaurus cazaui	*Cretácico Inferior, Argentina*	*MACN-N 15*	*neurocráneo*
Antarctosaurus wichmannianus	*Cretácico Superior, Argentina*	*MACN 6904*	*neurocráneo*
Apatosaurus agax	*Jurásico Superior, EE.UU.*	*YPM 1860*	*neurocráneo*
Bonatitan reigi	*Cretácico Superior, Argentina*	*MACN 821*	*neurocráneo*
		MACN1061	*neurocráneo*
Camarasaurus grandis	*Jurásico, EE.UU.*	*YPM 1243*	*techo craneano*
		YPM 1225	*basicráneo*
		YPM 1912	*exoccipital*
		GMNH-PV 101	*neurocráneo*
Diplodocus longus	*Jurásico Superior, EE.UU.*	*USNM V 2673*	*cráneo*
Giraffatitan brancai	*Jurásico Superior, África*	*MB.R 2223.1*	*cráneo*
Limaysaurus	*Cretácico Superior, Argentina*	*MUCPv-205*	*neurocráneo*
Narambuenatitan	*Cretácico Superior, Argentina*	*MAU–Pv–N–425*	*neurocráneo*
Rebbachisauridae indet.	*Cretácico Superior, Argentina*	*MMCH-PV 63*	*neurocráneo* [i]
Saltasaurus loricatus	*Cretácico Superior, Argentina*	*PVL 4017.162*	*neurocráneo*
		PVL 4017.161	*neurocráneo*
Titanosauridae indet.	*Cretácico Superior, Argentina*	*MGPIFD-GR 118*	*neurocráneo*
Titanosauridae indet.	*Cretácico Superior, Argentina*	*MCF-PVPH 765*	*neurocráneo* [i]
Titanosauridae indet.	*Cretácico Superior, Argentina*	*MML-194*	*neurocráneo*
Titanosauridae indet.	*Cretácico Superior, Argentina*	*MPCA-PV-80*	*basicráneo*

*() indica calco; [i] incompleto; *fotografías*

ANEXO 2 - Tabla de sinónimos encontrados en la literatura neurocraneana de dinosaurios.

Término en castellano	*Término en inglés/sinónimos*	*Referencias*
ala posterolateral del parietal	*parietal alae*	*Carrano y Sampson, 2008*
	parietal spur	*Osborn, 1912*
complejo exoccipital-opistótico	*otoccipital*	*Sues* et al.*, 2002; Sampson y Witmer, 2007*
complejo paraesfenoides-basiesfenoides	*parabasisphenoid*	*Gower y Weber, 1998*
cresta nucal	*nuchal crest*	*Elzanowski y Galton, 1991*
	transversal crest	*Charig y Milner, 1997*
	transversal parietal crest	*Welles, 1984*
cresta otosfenoidal	*otosphenoidal crest*	*Currie, 1985; Currie y Zhao,1993a,b*
cresta preotica	*ala basisphenoidalis*	*Chure y Madsen, 1998; Rauhut, 2004*
	crista prootica	*Chure y Madsen 1998; Madsen y Welles, 2000; Brochu, 2003*
	preotic pendant	*Maden y Welles, 2000*
	aliform process	*Allain, 2002*
crista antotica	*crista antotica*	*Powell, 2003*
	capitate process	*Knoll* et al.*, 2012*
crista tuberalis	*crista tuberalis*	*Sampson y Witmer, 2007*
	metotic strut	*Currie, 1997*
	ventral ramus of opisthotic	*Gower y Weber, 1998*
	crista metotica	*Rauhut, 2004*
	metotic process	*Gower y Weber, 1998*
eminencia medular	*eminentia medullaris*	*Huene 1907-8; Madsen y Welles, 2000*
eminencia vestibular	*eminentia vestibularis*	*Elzanowsky y Galton, 1991*
	vestibular eminence	*Currie y Zhao, 1993b*
	vestibular pyramid	*Makovicky y Norell, 1998*
fenestra/ventana oval	*fenestra vestibuli*	*NAA, 1993*
	fenestra ovalis/vestibularis	*Currie, 1995,1997*
	vestibular foramen	*Madsen y Welles, 2000*
fenestra pseudorotunda	*fenestra pseudorotunda*	*Gower y Weber, 1998*
	*fenestra rotunda**	*Kurzanov, 1976*
fenestra pituitaria/hipofiseal	*hypophyseal fenestra*	*Tidwell y Carpenter, 2003*
foramen metótico	*metotic fissure*	*Gower y Weber, 1998; Madsen y Welles, 2000*
	foramenvagi	*NAA, 1993*
	foramen lacerum	*Huene, 1907-8*
foramen V_1	*foramen n. ophtalmici*	*NAA, 1993*
	foramen ramiprofundi V	*NAA, 1993*
fosa medular	*medullar fossa*	*NAA, 1993*
	fossa medullae oblongatae	*Elzanowski y Galton, 1991*
fosa mesencefálica	*fossa mesencephalica*	*NAA, 1993*
	fossacranii media	*Currie y Zhao, 1993a*
fosa pituitaria	*pituitary fossa*	*Romer, 1976*
	(fossa hipophysialis)	*Elzanowski y Galton, 1991; Hopson, 1979, Welles, 1984*
	sella turcica	*Gower y Weber, 1998*
	hypophyseal (pituitary) fossa/pit	*Huene, 1914*
fosa tectal	*tectal fossa*	*Currie y Zhao, 1993a*
	fossa tecti mesencephali	*Elzanowski y Galton, 1991*
lagena	*cóclea**	
lámina basituberal	*basituberal web*	*Bakker* et al.*, 1988*
lateroesfenoides	*aliesfenoides**	*Huene, 1907-8*
neurocráneo/caja craneana	*braincase*	*Currie, 1997; Filippi y Garrido, 2008*
proceso cultriforme	*cultriform process*	*Romer, 1976; Welles, 1984; Gower y Senikov, 1996*
	basisphenoidal rostrum	*Madsen y Welles, 2000*
	rostrum parasphenoidale	*NAA, 1993*
	parasphenoid rostrum	*Gower, 1990; Brochu, 2003*

Anexo 2 - Continuación.

Término en castellano	*Término en inglés/sinónimos*	*Referencias*
proceso basipterigoideo	*pro. basipterygoideus*	*NAA, 1993*
	basipterigoid process	*Huene, 1914; Romer, 1976; Gower, 1990; Charig y Milner, 1997*
	basipterigoid process of basisphenoid	*Huene, 1907*
proceso paraoccipital	*paroccipital process*	*Charig y Milner, 1997; Gower y Weber, 1998*
	proc. occipitalis lateralis	*NAA, 1993*
	exoccipital process	*Huene, 1907*
proceso postorbital del lateroesfenoides	*proc. postorbitalis*	*NAA, 1993*
	capitate process	*Galton y Knoll, 2006; Thomas, 2015*
receso basiesfenoidal	*basisphenoidal recess*	*Witmer, 1997*
	basisphenoid sinus	*Huene, 1914; Russell, 1970; Welles, 1984*
	sinus sphenoidien	*Taquet y Welles, 1977*
	basioccipital-basiesphenoid fossa	*Gower y Weber, 1998*
	basisphenoidal depression	*Currie y Zhao, 1993a*
	median pharyngealsinus	*Dufeau, 2011*
receso columelar	*external otic recess*	*Witmer, 1997; Brochu, 2003*
	*recessus stapedialis**	*Sampson y Witmer, 2007*
	recessus columellae	*NAA, 1993*
	columelar recess	*Witmer y Ridgely, 2009*
	"ventana oval" (erróneo)	*en numerosas ilustraciones*
receso/fosa flocular	*auricular fossa*	*Elzanowski y Galton, 1991*
	auricular/flocular recess	*Gower, 1990; Gower y Weber, 1998; Chatterjee, 1993*
	fovea hemispherii cerebellii	*Currie y Zhao, 1993b*
	recesus interacusticus	*Kurzanov, 1976*
	*subarcuate fossa**	
receso/bolsillo paracondilar	*paracondylar pocket*	*Witmer, 1997*
receso/bolsillo subcondilar	*subcondilar pocket*	*Witmer, 1997*
receso subselar	*subsellar recess*	*Witmer, 1997*
	subsellar sinus	*Dufeau, 2011*
receso timpánico lateral	*lateral/ anterior tympanic recess*	*Witmer, 1997*
	basisphenoidal recess	*Huene, 1914; Russell, 1970; Taquet y Welles, 1977; Madsen y Welles, 2000*
receso timpánico caudal	*caudal tympanic recess*	*Witmer, 1997*
	posterior tympanic recess	*Norell* et al., *2001*
surco columelar	*stapedial groove**	*Brusatte y Sereno, 2007*
tubérculo basal	*basal tubera*	*Currie, 1995; Witmer, 1997*
	tuberculum basilare	*NAA, 1993*
	basioccipital tuber	*Huene, 1907-8, 1914*
	tuberous processes	*Welles, 1984*
	sphenoccipital tubercles	*Kurzanov, 1985*
	*mamillary process**	*Raath, 1985*
vena cerebral medial caudal	*caudal middle cerebral vein post. canal*	*Witmer y Ridgely, 2009*
	of middle cerebral vein	*Kurzanov, 1976*
vena cerebral medial anterior	*anterior middle cerebral vein*	*Witmer y Ridgely, 2009*
	vena cerebralis media	*Galton, 1985*
	anterior canal of middle cerebral vein	*Kurzanov, 1976*
vena cerebral dorsal de la cabeza	*dorsal head vein*	*Sampson y Witmer, 2007*
	vena capitis dorsalis	*Sampson y Witmer, 2007*
ventana interorbitaria	*fonticulus interorbitalis*	*Sampson y Witmer, 2007*

** Término utilizado en anatomía craneana de mamíferos*
(NAA): Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium (Baumel et al., *1993).*